P 260
2e ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XXXI

FASCICULE 2

J. DAGET

LE CRANE DES TÉLÉOSTÉENS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1964

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. Tome XXXI, fascicule 2. — 1964.

LE CRANE DES TÉLÉOSTÉENS

par

J. DAGET

GÉNÉRALITÉS

La distinction entre neurocrâne, splanchnocrâne et dermocrâne (1) est classique ; elle répond évidemment à la nécessité de subdiviser un chapitre particulièrement complexe de l'Anatomie des Vertébrés, mais aussi et surtout à l'existence dans la région céphalique de trois ensembles de structures squelettiques fonctionnellement distincts.

Le neurocrâne, dans le prolongement de la colonne vertébrale, constitue une enveloppe protectrice autour de l'encéphale, des organes stato-acoustiques, des sacs olfactifs et des yeux ; ses divers éléments sont soudés ou ankylosés de façon à former une boîte rigide indéformable. Ses seuls mouvements possibles sont une légère rotation et une légère flexion de l'ensemble par rapport à l'axe vertébral, mais la mobilité entre le neurocrâne et la première vertèbre n'est guère plus forte que la mobilité entre deux vertèbres successives.

Le splanchnocrâne sert d'armature aux régions buccale et pharyngienne ; la première doit s'ouvrir et se fermer pour l'ingestion des aliments, la seconde se dilater et se contracter pour entretenir un courant d'eau sur les branchies. Les éléments du splanchnocrâne sont donc mobiles les uns par rapport aux autres ; l'ensemble, relié au neurocrâne par quelques points d'articulation, est largement déformable dans toutes les directions de l'espace.

Le dermocrâne joue, au même titre que les écailles du corps, un rôle de protection superficielle ; il est composé de plaques de recouvrement juxtaposées et plaquées sur les structures craniennes sous-jacentes auxquelles elles sont d'ailleurs parfois soudées.

(1) Dermocrâne est pris ici dans un sens restrictif, certains os dermiques associés au splanchnocrâne en étant exclus.

Source : MNHN, Paris

Du point de vue fonctionnel, l'architecture crânienne des Téléostéens avec son plan fondamental et ses multiples variantes de détail devra donc être interprétée de façon distincte selon qu'il s'agira du neurocrâne, du

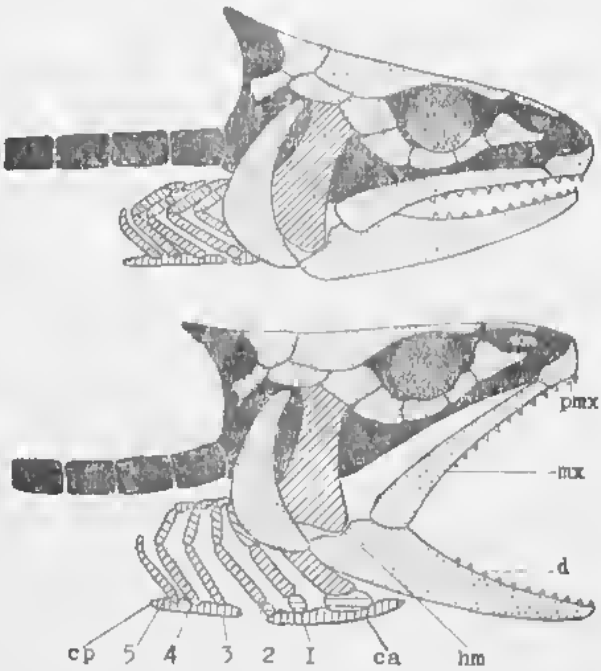


FIG. 1. — Représentation schématique du neurocrâne (en noir), du splanchnocrâne (en hachuré) et du dermocrâne (en pointillé) d'un Téléostéen. En haut, bouche fermée et squelette branchial contracté ; en bas, bouche ouverte et squelette branchial dilaté ; 1, 2, 3, 4, 5, arcs branchiaux ; ca, cp, ropules antérieure et postérieure ; d, dentaire ; hm, hyomandibulaire ; mx, maxillaire ; pmx, prémaxillaire.

splanchnocrâne ou du dermocrâne. Pour chacun de ceux-ci, on doit s'attendre à ce que l'évolution, par spécialisations adaptatives ou non, se soit effectuée suivant des modalités très différentes.

I. — Origine et mise en place des tissus squelettogènes chez l'embryon. Mésomésenchyme et ectomésenchyme.

A HOLMGREN (1943) revient le mérite d'avoir clairement montré la nécessité, pour une interprétation correcte des structures crâniennes, de retracer l'origine de celles-ci depuis les stades les plus précoces de l'ontogenèse et d'étudier les blastèmes mésenchymateux antérieurement à tout processus de chondrification ou d'ossification.

Source : MNHN, Paris

Au cours de la phase du développement embryonnaire dite gastrulation, l'ébauche entièrement continue que formait jusqu'alors le disque germinatif se transforme, par déplacements relatifs de groupes de cellules, en un système de feuillets superposés qui, en allant de l'extérieur vers le deutoplasme, sont les suivants : l'ectoblaste, le cordo-mésoblaste et l'entoblaste. Très tôt, dans le feuillet médian, certaines cellules se groupent suivant l'axe longitudinal de l'embryon pour former le cylindre cordal, tandis que les autres constituent une plaque mésoblastique, largement étalée à gauche et à droite de la corde et séparée seulement de celle-ci par une fente virtuelle.

Sous l'influence inductrice du cordo-mésoblaste sous-jacent, l'ébauche du système nerveux ne tarde pas à se différencier. Chez les Téléostéens, c'est une masse cellulaire compacte, formée par la concentration de cellules ectoblastiques le long d'un axe médian. Cette masse s'enfonce en profondeur et finit par s'isoler de l'ectoblaste qui se referme au-dessus d'elle et mérite désormais le nom d'épiblaste. Haute et épaisse dans la région antérieure qui formera l'encéphale, l'ébauche du système nerveux est plus mince dans le tronc ; c'est plus tard qu'elle se creusera d'une lumière centrale.

En avant de l'extrémité antérieure de la corde, point de repère important dans l'étude de la région céphalique, le mésoblaste et l'entoblaste ne s'isolent l'un de l'autre que tardivement ; le territoire médian où les deux feuillets restent ainsi longtemps confondus porte le nom de plaque précordale. En même temps que le système nerveux commence à se différencier, on voit s'isoler dans la zone qui le sépare de l'épiblaste un ensemble de cellules qui forment les crêtes neurales. Celles-ci sont plus massives et d'apparition plus précoce dans la tête que dans le tronc. Les éléments de ces ébauches d'origine ectoblastique sont particulièrement migrateurs et jouent, comme on le verra plus loin, un rôle important dans la genèse des organes céphaliques.

Par rapport au tronc, la tête est essentiellement caractérisée par la puissance et la diversification des structures nerveuses qui s'y développent. La première ébauche du système nerveux central ou neuroblaste donnera naissance, pour sa part, à l'encéphale proprement dit, aux nerfs olfactifs et optiques, qui de ce fait ne sont pas homologues des autres nerfs, et enfin aux racines motrices des nerfs crâniens, que ces derniers soient uniquement moteurs ou mixtes.

Dès un stade très précoce, il est possible de distinguer un prosencéphale induit rostralement par la plaque précordale et un rhombencéphale induit caudalement par l'extrémité antérieure de la corde. Entre les deux, dans une zone d'induction mitigée et de morphogenèse moins intense, s'individualise un mésencéphale. Au niveau où le prosencéphale se divisera ultérieurement en télencéphale et diencéphale, apparaissent très tôt deux évaginations latérales en direction de l'épiblaste. Ces évaginations donnent naissance aux vésicules optiques primaires, première ébauche de l'œil, tandis que le pédicule qui les relie au système nerveux central devient le nerf optique primaire. Peu après l'individualisation du diencéphale et du télencéphale, le plancher de ce dernier envoie en direction rostrale deux cordons pleins qui donneront les lobes olfactifs. L'épiphyse se forme aux dépens de la voûte diencéphalique et l'infundibulum provient assez tardivement

Source : MNHN, Paris

de la paroi ventrale du diencéphale. Tous ces éléments jouent un rôle important dans la morphogenèse du neurocrâne.

Contrairement à la partie antérieure de l'encéphale, le mésencéphale embryonnaire présente peu de transformations au cours de l'ontogenèse. Mais à son niveau apparaît une plicature telle que le plancher du prosencéphale s'infléchit vers le bas, la croissance de la région dorsale étant plus rapide que celle de la région ventrale. La voûte primitive du prosencéphale vient donc surplomber la bouche alors que l'infundibulum qui, à l'origine, se trouvait situé très en avant, glisse progressivement vers l'arrière jusque sous la pointe antérieure de la corde.

Le rhombencéphale se divise également en deux pour donner le myélencéphale et le métencéphale. C'est à partir de ce dernier que s'édifie le cervelet dont la valvule atteint chez les *Mormyridae* un développement hypertrophique.

Dans la région céphalique, le mésoblaste dorsal est rarement segmenté d'une façon nette chez les Téléosteens. On peut cependant dans la plupart des cas identifier à la partie antérieure de la tête trois condensations ayant valeur de somites ; ce sont de l'avant vers l'arrière les somites prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien. La limite entre les deux premiers est située au niveau de l'extrémité antérieure de la corde et les somites prémandibulaires droit et gauche restent unis médianement par la plaque précordale. Les somites suivants, au nombre de cinq, sont mal individualisés.

Une faible partie seulement du mésoblaste dorsal donne naissance à des muscles striés : les muscles oculaires qui proviennent des trois premiers somites et les muscles hypobranchiaux qui proviennent des trois derniers somites. Tout le reste se résout en mésenchyme dit mésomésenchyme pour bien préciser son origine mésoblastique (= endomésenchyme, Bertmar, 1959). Ce mésenchyme envahit tous les espaces libres entre l'épiblaste, l'entoblaste et le cerveau : il formera la dure-mère qui représente la paroi crânienne primordiale, divers tissus conjonctifs dont le derme et une partie du neurocrâne.

Le mésoblaste ventral n'est jamais segmenté, mais dans la région céphalique, à la suite de la formation des poches pharyngiennes, il se trouve secondairement divisé en travées qui constituent les arcs viscéraux. En effet l'entoblaste qui deviendra plus tard le pharynx, commence par se plisser sur les côtés et, successivement de l'avant vers l'arrière, apparaissent six diverticules ou poches pharyngiennes. Ces évaginations latérales de l'entoblaste se portent à la rencontre de dépressions épiblastiques correspondantes en refoulant de part et d'autre le mésoblaste et les deux feuillets, en s'accolant, forment alors une membrane obturante qui se perce ultérieurement.

Les poches pharyngiennes, en s'ouvrant à l'extérieur, deviennent des fentes viscérales ou branchiales. La première dite hyoïdienne ne tarde d'ailleurs pas à s'oblitérer chez les Téléostéens tandis qu'un repli externe de l'arc hyoïdien, progressant en direction caudale, recouvre les cinq fentes branchiales fonctionnelles : ce repli est dit operculaire. Le mésoblaste des arcs viscéraux donne naissance à la musculature viscérale ou branchiale,

Source : MNHN, Paris

formée de muscles striés alors que dans le tronc le mésoblaste ventral ne donne que des muscles lisses, et aussi à un peu de mésomésenchyme. Mais le squelette des arcs viscéraux provient d'ectomésenchyme venu secondairement s'incorporer aux arcs viscéraux.

Le premier arc situé entre l'orifice buccal et la fente hyoïdienne est appelé mandibulaire parce qu'il donnera les muscles et le squelette des mâchoires. Le second est appelé arc hyoïdien et les suivants arcs branchiaux : ces derniers sont numérotés de 1 à 5 dans le sens céphalocaudal. Quant à la région située en arrière de la bouche et comprise entre les bords ventraux des poches pharyngiennes droites et gauches, elle reçoit le nom de champ mésobranchial.

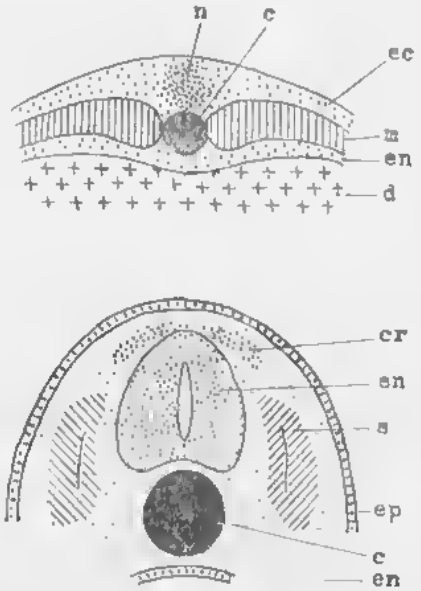


FIG. 2. — Deux stades précoces de l'embryogenèse : différenciation du neuroblaste en haut et des somites en bas (coupes transversales schématisées) ; c, corde ; cr, crêtes neurales ; d, deutoplasme ; ec, ectoblaste ; en, entoblaste ; ep, épiblaste ; m, mésoblaste ; n, neuroblaste ; s, somite ; sn, système nerveux central.

La destinée des éléments provenant des crêtes neurales est difficile à suivre. Elle a surtout été étudiée chez les Amphibiens qui se prêtent mieux que les Téléostéens aux recherches d'embryologie expérimentale. En effet si l'origine des cellules peut être reconnue à certaines particularités cytoplasmiques, leurs déplacements ne peuvent guère être mis en évidence par le seul examen de coupes histologiques : il est nécessaire de recourir à des marquages, à des ablations localisées ou à des greffes et de contrôler les uns par les autres les résultats fournis par ces diverses techniques. On a pu ainsi montrer que les cellules des crêtes neurales émigrent d'abord sous l'épiblaste en se dirigeant vers la région ventrale : dans ce mouvement de

Source : MNHN, Paris

descente, elles laissent derrière elles des traînées qui correspondent en gros aux futurs nerfs mixtes.

Un premier groupe de cellules contribuera à former les gaines de Schwann, la pie-mère et une partie des ganglions craniens et autonomes dont le reste provient des placodes épiblastiques. Les prolongements centripètes des amas ganglionnaires gagneront les centres nerveux en suivant les traînées signalées précédemment. Un second groupe de cellules envahit la région de la tête antérieure et un dernier groupe se mêle au mésoblaste des arcs viscéraux. Tous les éléments des crêtes neurales de ces deux derniers groupes se transforment en mésenchyme que l'on appelle ectomésenchyme pour rappeler son origine ectohlastique. L'ectomésenchyme est essentiellement chondrogène. Chez les Amphibiens il donne la partie antérieure des trabécules, c'est-à-dire les trabécules proprement dites, et tout le splanchnocrâne à l'exclusion du second basihranchial qui provient du mésoblaste.

Il est normal, au moins à titre d hypothèse et en supposant que la morphogenèse procède d'un plan identique chez tous les Vertébrés inférieurs, d'étendre les données précédentes aux Téléostéens. On verra en effet que chez ces derniers les faits embryologiques, moins faciles à interpréter et moins démonstratifs que chez les Amphihiens, ne sont pas en désaccord avec le rôle des crêtes neurales et de l'ectomésenchyme tel qu'il vient d'être brièvement indiqué et souvent même le corroborent.

L'épiblaste ne se différencie que sous l'effet inducteur des tissus sous-jacents. Il fournit l'épiderme avec ses deux couches superficielle et profonde ou sensorielle et les diverses placodes. Ces dernières ne sont que des épaississements plus ou moins tardifs de l'épiblaste dont les cellules migrent en profondeur ; la plupart se transforment en amas ganglionnaires ou en organes sensoriels.

Antérieurement, au contact du prosencéphale, apparaissent les placodes olfactives qui se dépriment d'abord en fossettes puis donneront les organes olfactifs. De même l'épiblaste latéral, sous l'influence inductrice de la vésicule optique primaire, édifie le cristallin. Plus en arrière, la placode auditive répond à la présence d'un foyer organisateur localisé dans le mésoblaste paracordal et dont l'action inductrice est ultérieurement complétée par celle du rhombencéphale. La placode auditive s'invagine profondément et se transforme en une vésicule close, ou otocyste, à partir de laquelle se différencieront le ganglion auditif et les organes stato-acoustiques.

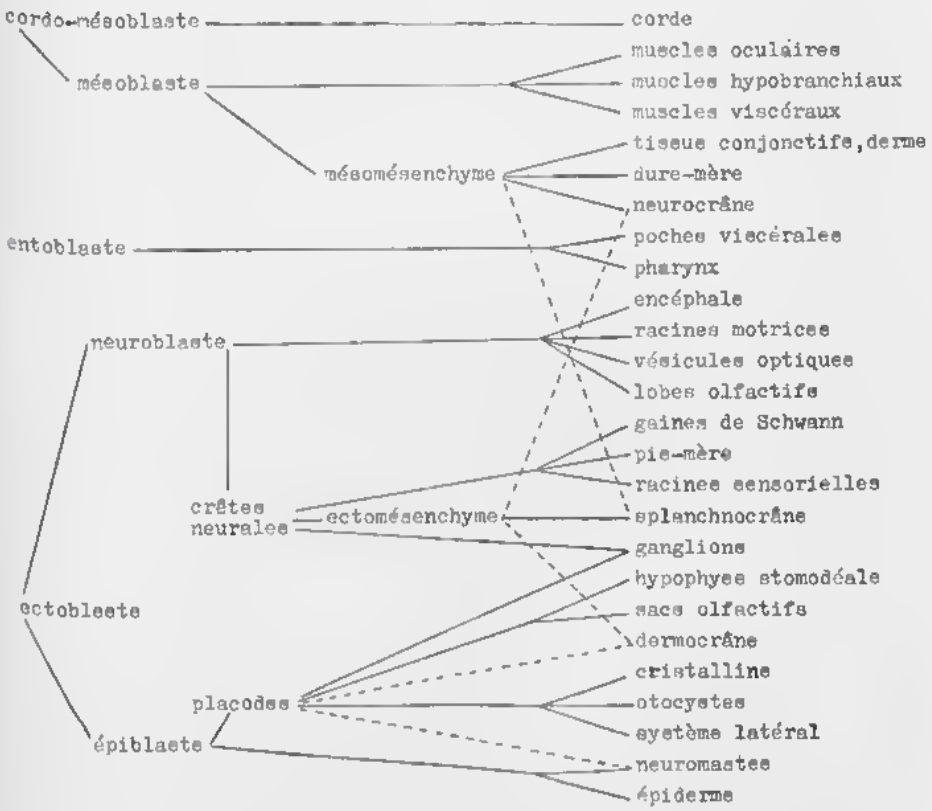
Par ailleurs apparaît un pli limitant antérieur qui isole la région céphalique de l'embryon et la soulève au-dessus du deutoplasme ; dans le fond de la dépression ainsi formée l'entoblaste, qui limite antérieurement le cul-de-sac archentérique, vient s'appliquer contre l'épiblaste et induit celui-ci à se déprimer en stomodéum. Il en résulte également une plaque pharyngienne qui se percera ultérieurement pour donner l'orifice buccal. Juste au-dessus du stomodéum, l'ébauche de l'hypophyse apparaît comme une placode dans la couche sensorielle de l'épiblaste. Cette hypophyse stomodéale s'invagine et entre en contact avec l'infundibulum qui réagira en évaginant à son tour, mais assez tardivement, le lobe nerveux de l'hypophyse.

D'autres placodes, dont le nombre et la position sont probablement

Source : MNHN, Paris

assez variables dans l'ensemble des Téléostéens, donnent naissance aux ganglions craniens et aux éléments du système latéral. D'après certains auteurs cependant les neuromastes se développeraient directement dans la couche sensorielle de l'épiblaste, sous l'effet inducteur des terminaisons nerveuses latérales. De toute façon, les neuromastes, dont l'activité ostéogène a été bien établie, proviennent de l'épiblaste. Quant aux ostéoblastes qui édifient les os à canaux, leur origine est encore controversée : épiblastique pour certains, ectomésenchymateuse pour d'autres.

L'origine et le mode de dérivation des principaux organes ou tissus de la région céphalique des Téléostéens, à partir des trois feuillets embryonnaires primordiaux, peut être schématiquement résumée de la façon suivante :



En pratique il n'est pas toujours facile de savoir si le mésenchyme qui donne naissance à telle ou telle partie du crâne est de l'ecto ou du mésomésenchyme. Les cellules de ce dernier sont souvent plus riches en enclaves vitellines, sous forme de gros globules ne disparaissant qu'après le début de la chondrification alors que les cellules ectomésenchymateuses possèdent seulement de petites gouttelettes vitellines qui se résorbent au stade de

Source : MNHN, Paris

blastème. Mais ces différences sont peu sensibles chez les Téléostéens, et dans bien des cas l'embryologie descriptive seule ne peut fournir de preuves conclusives.

Quoi qu'il en soit, le fait bien établi chez les Amphibiens que l'ectomésenchyme participe à la formation du neurocrâne cartilagineux dans la région trabéculaire et qu'inversement le mésomésenchyme fournit le second basibranchial, cartilage du splanchnocrâne, prouve que l'on ne saurait opposer le neurocrâne au splanchnocrâne en tant que dérivés le premier du mésoblaste et le second de l'ectoblaste. Mais selon une théorie dont les développements récents se sont révélés particulièrement fructueux, le neurocrâne des Vertébrés les plus anciens et les moins évolués se serait formé entièrement à partir du mésomésenchyme et n'aurait été en somme que le prolongement antérieur du squelette axial, alors que le splanchnocrâne aurait dérivé uniquement de l'ectomésenchyme entourant le canal alimentaire. Au cours de l'évolution, ce plan primordial aurait subi des remaniements, en particulier lors du passage du type agnathe au type gnathostome. La bouche qui s'ouvrait en avant de l'arc prémandibulaire aurait été reportée en avant de l'arc suivant lui-même transformé en mâchoires. De ce fait, une partie des arcs viscéraux antérieurs, profondément modifiés, aurait été incorporée au neurocrâne. Cette théorie est en accord avec les faits paléontologiques. Jarvik (1954) a pu montrer par exemple que chez *Eusthenopteron*, un Ostéolépiforme du Dévonien dont le crâne est à certains points de vue encore très primitif, les éléments horizontaux antérieurs ou infrapharyngiens des trois arcs proétiques, prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien, étaient incorporés au neurocrâne, ceux du premier arc à la région nasale, ceux du second à la région orbitaire et ceux du troisième à la région otique. Il en est de même des éléments verticaux ou suprapharyngiens. Appliquée aux Téléostéens, la même théorie donne, comme on le verra plus loin, une explication logique et satisfaisante d'un grand nombre de particularités embryologiques ou morphologiques. Celles-ci constituent donc autant de preuves indirectes de l'exactitude de la théorie.

D'autre part, il faut admettre que des tissus histologiquement identiques, en l'occurence cartilagineux, peuvent avoir des origines différentes et ne pas provenir obligatoirement d'un même et unique feuillet embryonnaire. La théorie des feuillets ne doit pas être prise dans une acception trop étroite. Elle n'est valable que dans la mesure où elle affirme une certaine spécificité dans les potentialités évolutives de chacun des feuillets embryonnaires. La destinée des diverses lignées cellulaires reste plus ou moins longtemps sous la dépendance des processus morphogénétiques complexes dans lesquels elles se trouvent engagées au cours de l'ontogenèse et n'est définitivement fixée qu'au moment où la différenciation histologique ultime et irréversible se produit.

Une autre théorie de portée générale pour l'ensemble des Vertébrés et applicable notamment à la morphogenèse crânienne est celle connue sous le nom de principe de délamination (Holmgren, 1940 ; Jarvik, 1959). Celui-ci se réfère à la propriété qu'ont les cellules de l'ectomésenchyme situées juste sous l'épiderme ou, à des stades tardifs de l'ontogenèse et chez

Source : MNHN, Paris

les adultes, les cellules les plus superficielles du derme, de former des générations successives de couches squelettogènes qui s'enfoncent en profondeur. Les éléments ainsi formés seront donc superposés les uns aux autres, les plus profonds correspondant aux générations les plus anciennes. En ce qui concerne le crâne, les premières couches délaminées par ce processus pourront s'incorporer aux cartilages du neurocrâne alors que les dernières donneront les ossifications dermiques les plus superficielles.

II. — Métamérisation de la région céphalique.

Le phénomène de la métamérisation est caractéristique de la région du tronc chez les Vertébrés. Il consiste en un morcellement précoce et régulier de la partie dorsale du mésoblaste située de part et d'autre de la corde et du névraxe ; ce morcellement se développe progressivement en direction céphalo-caudale et les segments successifs qui apparaissent ainsi les uns derrière les autres constituent les somites. La partie ventrale du mésoblaste reste non segmentée et porte le nom de lame latérale. Parmi les Vertébrés, les Téléostéens sont en outre caractérisés par une séparation très précoce et totale entre les somites et le reste du mésoblaste auquel ils ne sont pas réunis par des pédicules somitiques.

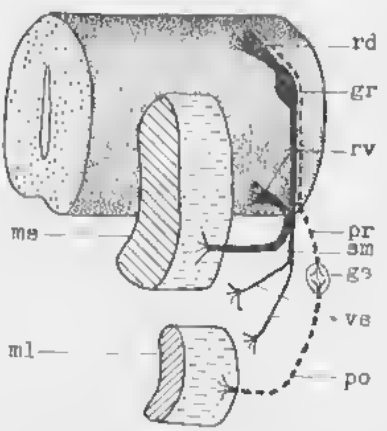


Fig. 3. — Schéma de la disposition des nerfs segmentaires dans le tronc ; nerfs spinaux en trait continu et nerfs du système autonome ou mésosympathique en trait interrompu ; gr, ganglion rachidien ou spinal ; gs, ganglion sympathique ; ml, muscles lisses ; ms, muscles striés ; pr, fibres préganglionnaires ; po, fibres postganglionnaires, viscéro-efférentes (motrices) ; rd, racine dorsale ; rv, racine ventrale ; sm, fibres somato-efférentes (motrices) ; vs, fibres somato et viscéro-afférentes (sensorielles). Les racines dorsale et ventrale sont situées en arrière du somite qui leur correspond.

Sans entrer dans plus de détails, il convient de rappeler que les muscles striés du tronc, doués de mouvements volontaires, proviennent uniquement des somites. Ils sont innervés par des fibres somato-motrices issues du névraxe

Source : MNHN, Paris

et qui forment une racine ventrale en regard de chaque somite. Au contraire les muscles lisses ou viscéraux, dont les mouvements ne dépendent pas de la volonté, dérivent de la lame latérale ; leur innervation est assurée par les fibres du système autonome, orthosympathique, provenant des crêtes neurales. Enfin à chaque racine ventrale somato-motrice correspond une racine dorsale sensorielle et un ganglion spinal ou rachidien provenant également des crêtes neurales. Les fibres nerveuses des racines dorsale et ventrale se réunissent pour former un nerf mixte segmentaire.

A se contenter d'un examen superficiel, il semble que la métamérisation soit également évidente dans la région céphalique, du fait de la sériation des arcs viscéraux qui apparaissent successivement de l'avant vers l'arrière et dont chacun possède sa propre innervation. En réalité cette métamérie, qu'il convient d'appeler plutôt branchiomérie, n'est nullement homologue de celle du tronc. Dans la région céphalique, la lame latérale du mésoblaste ne présente, comme dans le tronc, aucune tendance à se segmenter. Ce sont, comme il a été expliqué plus haut, les diverticules latéraux de l'entoblaste pharyngien qui, en s'ouvrant à l'extérieur, découpent secondairement la couche continue de mésoblaste en une série d'arcs viscéraux. D'ailleurs, si la musculature de ces arcs est bien composée de fibres striées, il s'agit de muscles homodynames mais non homologues des muscles striés du tronc. Ils proviennent en effet du mésoblaste ventral et non des somites ; de plus ils sont innervés par les branches motrices des nerfs mixtes craniens qui ne correspondent en rien aux racines ventrales des nerfs spinaux.

C'est donc dans le mésoblaste dorsal de la tête qu'il faut chercher à retrouver trace de la métamérisation si celle-ci existe. Or chez les Téléostéens, ce mésoblaste n'est réellement segmenté à aucun stade de l'ontogenèse bien que, dans certains cas, on ait réussi à mettre en évidence des condensations mésenchymateuses fugaces dont la valeur somitique paraît devoir être retenue. Chez de jeunes embryons de *Muraena*, le mésoblaste de la tête antérieure se découpe d'arrière en avant en huit segments dont le premier, uni à son congénère, est évidemment le prémandibulaire. A un stade ultérieur, ces huit segments se confondent et on ne trouve plus que trois vésicules correspondant aux trois somites antérieurs. Ces vésicules elles-mêmes perdent leur individualité avant toute différenciation des muscles oculaires (Boeke, 1904). Un somite prémandubulaire vestigial mieux caractérise a été signalé chez *Salmo* (Holmgren, 1916), *Esox* et *Hepsetus* (Bertmar, 1959).

Si l'on ne connaissait que les Téléostéens, le problème de la métamérisation céphalique devrait probablement être considéré comme insoluble et ne se serait peut-être jamais posé. Mais dans d'autres groupes, notamment les Élasmobranches, les somites de la tête apparaissent avec suffisamment de netteté pour qu'on ait pu les dénombrer et associer à chacun d'eux un certain nombre d'organes dont la valeur segmentaire a été ainsi établie. Comme ces organes se retrouvent avec une disposition identique chez les Téléostéens et qu'à ce point de vue l'unité de plan d'organisation de la région céphalique est évidente pour l'ensemble des Vertébrés inférieurs gnathostomes, on est fondé à admettre que dans tous les cas du matériel somitique participe à la formation des structures craniennes. Mais chez les

Source : MNHN, Paris

Téléostéens, le stade d'individualisation des somites de la tête, qui devrait normalement s'intercaler entre le stade où le mésoblaste est continu et celui où il se résout en mésenchyme et en fibres musculaires, a été pratiquement expulsé de l'ontogenèse selon un processus connu sous le nom d'accélération embryogénétique.

Pour faciliter l'étude de la métamérie céphalique, il est préférable de considérer séparément les trois régions suivantes : la région antérieure ou préotique, la région moyenne ou métotique et la région postérieure ou occipitale. La région préotique est celle où la segmentation présente les caractères sinon les plus typiques du moins les plus constants dans toute la série des Vertébrés. On y reconnaît toujours trois somites qui méritent les noms de prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien. Ces somites donnent naissance à des myoblastes qui se dirigent vers l'ébauche de l'œil pour édifier les muscles oculo-moteurs et du mésomésenchyme. Ce sont donc des scléromyotomes, homologues de ceux du tronc, mais de nature un peu spéciale du fait qu'il n'y a pas séparation entre un myotome proprement dit donnant des muscles et un sclérotome donnant du mésenchyme.

On admet en général que le muscle oblique inférieur ou petit oblique et les muscles droits interne, inférieur et supérieur proviennent du somite prémandibulaire, que le muscle oblique supérieur ou grand oblique provient du somite mandibulaire qui fournirait en outre le mésomésenchyme du cartilage polaire et que le muscle droit externe ou rétracteur de l'œil provient du somite hyoïdien qui fournirait également une partie du mésomésenchyme de la base du neurocrâne dans la région otique. Ces trois groupes de muscles oculaires sont respectivement innervés par trois nerfs somato-efférents qui sont l'oculomoteur (III), le pathétique ou trochléaire (IV) et l'abducens (VI). Ces nerfs moteurs en relation avec des muscles striés d'origine somitique paraissent bien être homologues des racines ventrales des nerfs segmentaires du tronc. Quelques particularités doivent cependant être signalées. L'oculomoteur est accompagné de fibres préganglionnaires qui se rendent au ganglion ciliaire, ganglion autonome du système parasympathique situé en arrière de l'œil, alors qu'en principe les fibres préganglionnaires sont associées aux racines dorsales. Quant au trochléaire, ses fibres se croisent avant de sortir de l'encéphale et sa position est plutôt dorsale, ce qui est exceptionnel pour un nerf somato-efférent.

La plupart des auteurs s'accordent pour considérer le nerf ophtalmique profond, le nerf trijumeau (V) et le nerf facial (VII) comme les racines dorsales des trois segments préotiques ; leur connexion avec le système nerveux central en position dorso-latérale est conforme à ce point de vue, de même que l'existence de trois ganglions correspondants provenant en grande partie des crêtes neurales, les ganglions ophtalmique, trigéminé et facial. Toutefois, si l'ophtalmique profond est un nerf purement sensible, le trijumeau et le facial sont des nerfs mixtes c'est-à-dire renfermant des fibres somato-afférentes et viscéro-efférentes ; celles-ci innervent directement la musculature viscérale alors que dans le tronc le système viscéro-efférent se compose de fibres préganglionnaires qui se rendent d'abord à un ganglion autonome d'où elles sont relayées par des fibres postganglionnaires. Il est

Source : MNHN, Paris

évident que cette différence est liée à la nature des muscles innervés, striés dans la tête et lisses dans le tronc. Il est en outre à remarquer que le facial comprend les fibres préganglionnaires alors qu'il ne semble pas y en avoir dans le trijumeau bien que certains des rameaux de ce nerf soient en relation avec les ganglions autonomes de la tête. Enfin la partie sensorielle du facial présente un développement particulièrement important car la plupart des fibres latérales innervant les neuromastes céphaliques lui sont annexées.

Chez les Téléostéens, comme chez tous les autres Vertébrés gnathostomes, le nerf profond est une simple branche du tronc trigéminé. Mais chez les agnathes fossiles, c'était un nerf indépendant, de constitution comparable à celle du trijumeau et en relation avec l'arc viscéral prémandibulaire. Ce fait, mis en évidence par Stensiö (1927) est l'un des arguments les plus convaincants en faveur de la valeur segmentaire du nerf profond. Quant au système latéral de la tête, malgré les tentatives faites pour y retrouver trace d'une métamérisation primitive, il semble bien que son mode de formation et sa disposition soient tout à fait indépendants de la segmentation céphalique.

La région métotique est séparée de la région prootique par les vésicules otiques ; sa limite postérieure est moins nette, on peut la situer juste en arrière de la crête ganglionnaire du nerf vague. A hauteur de cette région métotique, la corde n'est flanquée que d'une mince couche de mésoblaste ; celle-ci ne se segmente ni chez les Téléostéens ni chez les Vertébrés supérieurs, mais chez les Élasmobranches on y a reconnu l'existence de véritables somites, malgré les perturbations apportées par l'invagination des vésicules otiques à la disposition primitive du mésoblaste. Ces somites métotiques ont subi une régression très poussée ; en aucun cas ils ne fournissent de myoblastes, la rigidité de la boîte crânienne rendant toute musculature dorsale sans objet. Ce sont donc des sclérotomes qui se résolvent entièrement et très tôt en mésomésenchyme.

Le nombre des somites entrant dans la composition de la région envisagée ici, a fait l'objet de controverses qui ne sont peut-être pas définitivement closes. Chez les Sélaciens du genre *Scyllium*, Van Wijhe (1882) en identifiait trois qu'il numérotait IV, V et VI de l'avant vers l'arrière. Le plus antérieur n'est qu'un amas de cellules mésodermiques, assez mal individualisé et difficile à distinguer du somite suivant. Son existence est éphémère et aucune branche nerveuse ne lui correspond. Dans ces conditions, Goodrich (1918) et De Beer (1937) estiment que le somite IV de Van Wijhe ne doit pas être séparé du suivant dont la régression aurait causé un début de morcellement. Une autre interprétation consiste à admettre qu'il s'agit d'un somite en voie de disparition chez les Gnathostomes et dont il ne reste plus que des vestiges chez les Sélaciens. Mais dans ce cas, on comprendrait mal pourquoi les branches nerveuses correspondantes auraient disparu sans laisser aucune trace alors que les nerfs mixtes relatifs aux deux somites suivants, pourtant eux aussi très rudimentaires, sont parfaitement développés.

De toute façon, il n'y a jamais que deux somites dont les nerfs segmentaires existent ; par analogie avec les somites prootiques, on peut les appeler premier branchial et second branchial. Il leur correspond respectivement

Source : MNHN, Paris

le nerf glossopharyngien (IX) et le nerf vague (X). Ce sont là deux nerfs craniens mixtes, possédant chacun un ganglion et qui méritent d'être considérés comme homologues de racines dorsales rachidiennes au même titre que le trijumeau et le facial. Les racines ventrales somato-motrices sont totalement absentes, aucune musculature somitique ne se développant. Le glossopharyngien innerve le territoire du premier arc branchial, le vague celui du second arc. Le rattachement au vague des rameaux nerveux correspondants aux arcs branchiaux suivants résulte d'un phénomène secondaire, de même que l'annexion au vague des fibres latérales du tronc qui constituent le nerf latéral postérieur.

Toutes ces particularités se retrouvent chez les Téléostéens, exactement comme chez les Sélaciens. Il y a donc lieu d'admettre que chez les premiers également la région métotique comprend deux somites qui se résolvent en mésenchyme avant même de s'individualiser, mais dont les nerfs correspondants aux racines dorsales, le glossopharyngien et le vague, sont typiquement développés comme le facial et le trijumeau.

L'ensemble des deux régions prootique et métotique, avec leurs cinq somites, en ne tenant pas compte de celui ou de ceux qui auraient pu disparaître au voisinage de la capsule otique, correspondent à la zone céphalique primitive où se forme le paléocrâne. On l'oppose à la zone occipitale, composée de somites troncaux annexés secondairement par la tête, où se forme le néocrâne. Le paléocrâne n'est pas segmenté, même chez les Vertébrés les plus primitifs, et il ne l'a vraisemblablement jamais été. La segmentation n'y est reconnaissable qu'au stade très précoce des somites, mais elle est rappelée parfois au stade des blastèmes mésenchymateux et surtout par la disposition métamérique permanente des nerfs craniens. Ceux-ci ont subi de profondes modifications en rapport avec la nature et le rôle des organes qu'ils innervent mais ont conservé un plan d'organisation sérié analogue à celui des nerfs segmentaires rachidiens.

Dans la région occipitale, les somites sont toujours plus typiques que dans les deux régions précédentes. Le mésenchyme des sclérotomes édifie la partie la plus postérieure du neurocrâne et les fibres striées provenant des myotomes émigrent vers la région ventrale où elles vont former la musculature hypobranchiale. Les branches nerveuses correspondantes, dites nerfs occipitaux, ne présentent aucune des modifications caractéristiques des nerfs mixtes craniens. La céphalisation se traduit seulement par une régression des racines nerveuses, principalement des dorsales qui disparaissent toujours avant les ventrales.

L'articulation entre l'extrémité postérieure du crâne et la première vertèbre doit être considérée comme homologue chez tous les Vertébrés, bien que sa position relative dépende du nombre de segments qui ont été annexés au crâne. Or ce nombre varie d'un groupe de Vertébrés à un autre. Pour éviter que le plus postérieur ne porte dans chaque cas un numéro d'ordre différent, il suffit de désigner les divers segments occipitaux par les lettres Z, Y, X... en commençant par l'arrière. Ce système de notation correspond à celui proposé par Fürbringer (1897) pour les nerfs occipitaux qu'il désignait par les lettres z, y, x... Chez *Salmo*, trois somites occipitaux

Source : MNHN, Paris

ont été identifiés (Willcox, 1899) ; leurs racines dorsales ont disparu et leurs racines ventrales se réunissent en un seul nerf occipital. Dans d'autres genres, la régression des racines nerveuses a pu s'effectuer de façon différente et une autre disposition se trouver réalisée, mais le nombre de trois segments occipitaux est probablement valable pour l'ensemble des Téléostéens.

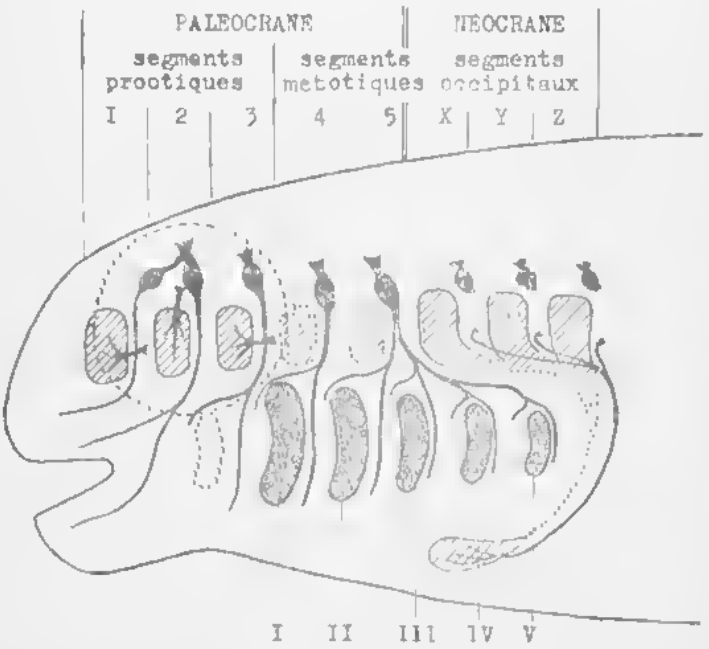


Fig. 1. — Schéma de la métamérisation cephalique chez les Téléostéens ; nerfs segmentaires en trait plein, somites hachurés ; 1, 2, 3, segments prootiques (prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien) ; 4, 5, segments métotiques (premier et second branchial) ; X, Y, Z, segments occipitaux ; I à V, fentes branchiales.

En résumé, huit segments participeraient à la formation de la région cephalique des Téléostéens ; certains somites fournissent des muscles, d'autres pas mais tous, par leur mésenchyme, concourent à l'édification du neurocrâne. Dans la région antérieure ou prootique, on compte trois segments dits, de l'avant vers l'arrière, prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien. Outre du mésenchyme, les somites donnent les muscles moteurs de l'œil. Les racines ventrales sont les nerfs oculomoteur, pathétique et abducens ; les racines dorsales les nerfs profond, trijumeau et facial. Dans la région moyenne ou métotique, qui forme avec la précédente la zone céphalique primitive, on compte deux segments. Les somites ne s'individualisent pas, le mésoblaste se résout directement en mésenchyme. Il n'y a ni muscles ni racines ventrales et aux racines dorsales correspondent les nerfs

Source : MNHN, Paris

glossopharyngien et vague. Dans la région postérieure ou occipitale, trois segments, X, Y, Z, ont été incorporés au crâne. Les somites ne s'individualisent pas ; ils forment d'une part la musculature hypobranchiale et d'autre part la région postérieure du neurocrâne qui s'articule avec la première vertèbre troncale. Les racines dorsales ont souvent disparu et les racines ventrales forment les nerfs occipitaux.

La branchiomérie résultant d'un découpage secondaire du mésoblaste latéro-ventral de la tête, il convient de préciser les relations qui existent entre les arcs viscéraux et les structures métamériques situées au-dessus d'eux. Étant donné que chez les Téléostéens il n'y a pas de pédicules somitiques et par conséquent aucune continuité entre les somites et la lame latérale, on ne peut observer dans la région céphalique qu'une correspondance topographique entre les arcs viscéraux et les segments craniens. Mais dans les groupes où un pédicule somitique réunit les somites à la lame latérale, la correspondance est plus étroite.

Dans la région du paléocrâne, les arcs mandibulaire et hyoïdien correspondent aux deux segments prootiques postérieurs et les deux premiers arcs branchiaux aux deux segments métotiques. Chacun des nerfs craniens mixtes se divise en plusieurs rameaux, les uns métatrématiques les autres protrématiques. Les rameaux métatrématiques passent dans l'arc viscéral correspondant, en arrière de la fente qui sépare cet arc du précédent ; outre des fibres sensorielles, ils renferment la totalité des fibres viscéro-motrices. Les rameaux protrématiques se dirigent vers l'arc précédant celui qui correspond au nerf ; toutes leurs fibres sont afférentes. En ce qui concerne le trijumeau, le rameau mandibulaire est métatrématique et la rameau maxillaire peut être considéré comme protrématique, la bouche jouant en l'occurrence le rôle d'une fente prémandibulaire.

En arrière du second arc branchial ou plus exactement de la troisième fente branchiale, il n'y a plus aucune relation entre la branchiomérie et la métamérie. De même que le crâne s'est étendu vers l'arrière en annexant un certain nombre de segments occipitaux, la région branchiale a envahi l'extrémité antérieure du tronc, mais les deux processus sont indépendants, la branchiomérie se développant toujours plus tardivement que la métamérie. Chacun des arcs branchiaux en arrière du second possède un squelette, une musculature viscérale et une innervation homologues de celles des arcs précédents ; mais les nerfs branchiaux avec leurs rameaux métatrématiques et protrématiques n'ont aucune relation avec les nerfs occipitaux ; ils dépendent du vague. Ce dernier possède donc une branche principale relative au second arc branchial et autant de branches secondaires qu'il apparaît d'arcs branchiaux vers l'arrière.

L'extension de la branchiomérie vers le tronc remonterait aux Vertébrés les plus anciens car les formes agnathes fossiles avaient toutes un nombre élevé d'orifices branchiaux posteraniens, 7 compartiments branchiaux au moins étant innervés par le vague. Chez les gnathostomes ce nombre se serait réduit progressivement. Chez les Sélaciens par exemple, la réduction se serait effectuée indépendamment dans plusieurs lignées évolutives (Daget, 1948). Chez les Téléostéens, la fente hyoïdienne, la plus antérieure de la

Source : MNHN, Paris

série et chronologiquement la première à s'ouvrir, régresse au cours de l'ontogenèse et finit par s'oblitérer sans donner de spiraculum. En général, cinq fentes branchiales se développent progressivement de l'avant vers l'arrière ; la dernière se forme très tardivement, elle est souvent plus réduite que les précédentes. Si l'on admet le nombre de trois pour les segments occipitaux, il en résulte une coïncidence topographique entre le dernier arc viscéral et le dernier segment céphalique. Mais cette coïncidence est fortuite ; elle disparaîtrait si le nombre des somites occipitalisés ou celui des arcs viscéraux n'était pas le même. Il y a lieu de signaler à ce point de vue que dans le genre *Eurypharynx* il existerait une sixième fente branchiale (Tchernavin, 1947), cas exceptionnel chez les Téléostéens.

III. — Chondrification et ossification.

Le mésenchyme est un tissu non différencié, à structure lâche ou serrée, composé de petites cellules fusiformes ou étoilées et anastomosées. Les cellules mésenchymateuses sont particulièrement mobiles ; elles peuvent s'insinuer dans tous les espaces libres. Chez l'embryon, le mésenchyme est donc un tissu de remplissage qui finit par entourer tous les organes. C'est aussi un tissu de transition qui donne naissance à des tissus différenciés tels que le conjonctif, le cartilage et l'os, et ceci quelle que soit son origine mésoblastique ou ectoblastique. Les tissus cartilagineux et osseux peuvent se former directement à partir du mésenchyme dont les cellules évoluent en chondroblastes ou en ostéoblastes mais aussi à partir d'un tissu conjonctif déjà caractérisé. Mais en définitive, tout le matériel craniogénétique provient du mésenchyme.

Les tissus conjonctifs ont en commun la nature hétérogène de la substance fondamentale extracellulaire qui est composée de fibres ou de faisceaux de fibres de collagène, substance protidique riche en glycocolle. Les cellules dites fibrocytes sont arrondies ou étoilées. Les tissus conjonctifs se présentent sous des aspects assez variés. Dans la formation du crâne c'est surtout la forme à structure serrée, dite tissu fibreux ou membraneux, qui intervient. Le périchondre, membrane limitante du cartilage, et le périoste, membrane limitante de l'os, ne sont que des membranes conjonctives à peine modifiées.

Les tissus cartilagineux sont caractérisés par la nature de la substance fondamentale qui possède une forte teneur en eau et des composés chimiques particuliers tels que chondromucoïde et acide chondroïtine sulfurique. La substance fondamentale, compacte et rigide, est apparemment homogène mais renferme de fines fibrilles de collagène et parfois des fibres élastiques. Les cellules dites chondrocytes sont logées dans de petites cavités de cette substance fondamentale ; elles sont arrondies et caractérisées au point de vue histochimique par la présence de glycogène et de graisses.

On connaît deux variétés principales de tissus cartilagineux : le cartilage à stroma capsulaire et le cartilage hyalin. Dans le premier, la substance fondamentale est riche en fibres collagènes et élastiques mais pauvre en chondromucoïde. Quant aux chondrocytes, ils sont volumineux, très rappro-

Source : MNHN, Paris

chés les uns des autres, de sorte que la substance fondamentale, très peu abondante, forme seulement un réseau de mailles polyédriques enserrant les cellules. Ce tissu a été décrit notamment dans les arcs branchiaux de jeunes Téléostéens où il ne représente d'ailleurs qu'un stade transitoire car il évolue rapidement en cartilage hyalin par accroissement de la substance fondamentale (Blanc, 1953).

Dans le cartilage hyalin, les chondrocytes, isolés ou groupés par deux ou trois dans leurs capsules, sont disséminés dans une abondante substance fondamentale. Celle-ci, à réaction basophile, renferme encore quelques fibres collagènes mais très fines et visibles seulement après un traitement spécial ou par examen en lumière polarisée. Ce tissu cartilagineux est celui que l'on rencontre dans presque tous les cas chez les Téléostéens. On a signalé également sous le nom de pseudocartilage un tissu de soutien voisin du précédent dont il n'est en fait qu'une variante à cellules grandes, ovalaires et à substance fondamentale peu abondante. On le rencontre par exemple dans les barbillons.

Lorsque le cartilage hyalin se forme directement à partir du mésenchyme embryonnaire, certains auteurs distinguent quatre stades successifs (Bertmar, 1959). Au stade blastème, les cellules mésenchymateuses fusiformes se condensent au point d'être au contact les unes des autres ou même de former une masse syncytiale dans laquelle on reconnaît seulement les noyaux ovoïdes noyés dans une substance cytoplasmique peu abondante. Au stade suivant dit prochondral, le blastème s'est divisé en unités cellulaires distinctes et séparées par une substance extracellulaire ; le tissu est apparemment homogène et encore acidophile. Au troisième stade dit protochondral, la substance fondamentale devient fibrilleuse et basophile par sécrétion de chondromucoïde, mais il y a encore sur le pourtour de l'ébauche passage graduel du protocartilage au mésenchyme environnant. Enfin au stade cartilagineux proprement dit, le cytoplasme s'accroît considérablement en volume ; l'aspect habituel du cartilage hyalin est complété par la formation de capsules autour des chondrocytes et d'une membrane limitante, le périchondrium, qui isole la pièce cartilagineuse des tissus avoisinants.

Du cartilage peut aussi se former à partir de mésenchyme sans que celui-ci passe par la phase de blastème condensé ou à partir d'un tissu conjonctif lâche. Les cellules mésenchymateuses ou les fibrocytes évoluent alors en chondroblastes qui transforment progressivement la substance intercellulaire en substance fondamentale cartilagineuse. Des noyaux de cartilage peuvent apparaître également au sein d'une membrane conjonctive qui devient alors un périchondrium dont la couche interne possède normalement des propriétés chondrogènes. Ce cas a été observé par exemple dans la voûte crânienne de *Leuciscus* (Ilgendick, 1912).

Les tissus cartilagineux jouent un rôle fondamental dans la formation et l'accroissement du neurocrâne aussi bien que du splanchnocrâne. Bien que les chondrocytes soient susceptibles de se diviser et les capsules qui les contiennent d'augmenter de volume, la croissance résulte surtout de la formation de nouvelles cellules cartilagineuses dans la zone périchondrale et de l'accroissement de la substance fondamentale par intussus-

Source : MNHN, Paris

ception. Au cours de l'embryogenèse, les structures cartilagineuses peuvent ainsi se développer beaucoup plus rapidement que ne le feraient des os. Le cartilage doit donc être considéré comme un tissu de soutien dans lequel l'aptitude à la croissance a été conservée au détriment de la rigidité et de la résistance mécanique, alors que c'est l'inverse dans l'os. C'est en outre un tissu squelettique embryonnaire ou juvénile, d'existence en principe éphémère chez les Téléostéens où sa destinée normale est de disparaître ou de se transformer au profit d'un tissu osseux. Sa persistance n'est en fait nécessaire qu'au niveau des cartilages de conjugaison qui réunissent entre elles certaines pièces osseuses du crâne et permettent à la croissance de se poursuivre plus facilement car, chez les Téléostéens, l'augmentation de taille se poursuit durant toute l'existence.

On connaît cependant des cas où une partie plus ou moins importante du crâne reste cartilagineuse, même à l'état adulte. Ceci est généralement interprété comme le résultat d'une évolution secondaire, rentrant dans le cadre des phénomènes de régression de l'ossification dont la généralité paraît bien démontrée pour l'ensemble des Vertébrés. Cette persistance en quelque sorte néoténique du cartilage s'observe dans des lignées évolutives qui ne sont pas spécialement apparentées les unes aux autres et dont certaines sont à plusieurs points de vue très spécialisées ; tels les poissons abyssaux.

Lorsque le cartilage est ainsi conservé chez les Téléostéens adultes, il peut se calcifier. La substance interstitielle s'imprègne alors d'un dépôt de sels de calcium résultant d'une simple précipitation ; les cellules incluses dans le tissu n'interviennent pas dans ce phénomène ; elles n'acquièrent ni l'aspect ni les propriétés des ostéoblastes et le cartilage calcifié reste fondamentalement différent de l'os.

On a décrit par contre chez les Téléostéens une métaplasie chondro-osseuse aboutissant à un tissu de soutien intermédiaire par certains caractères entre le cartilage et l'os et appelé pour cette raison tissu mixte. Le centre de la pièce squelettique est occupé par du cartilage hyalin d'aspect habituel, avec des chondrocytes volumineux, bien arrondis et souvent groupés par deux ou trois. Vers la périphérie, les cellules se séparent les unes des autres, deviennent fusiformes et perdent leurs enclaves graisseuses, tandis que la substance fondamentale se calcifie entièrement et acquiert la structure d'un os typique. Ceci s'observe notamment au cours du développement des arcs branchiaux de *Salmo irideus* (Blanc, 1953). Il s'agirait en somme d'un mode d'ossification dans lequel la transformation du périchondre en périoste et du cartilage en os s'effectuerait lentement et progressivement. Dans les autres modes d'ossification qui relèvent de la néoplasie chondro-osseuse, le cartilage disparaît par chondrolyse avant qu'un tissu osseux de remplacement ne se développe au même endroit.

Le cartilage peut aussi se résorber en l'absence de toute ossification. Les aspects histologiques et cytologiques de ce phénomène n'ont guère été étudiés chez les Téléostéens. Les chondrocytes se dédifféncieraient sur place et le tissu repasserait par un stade prochondral avant de retourner à l'état de mésenchyme ; l'évolution du mésenchyme en cartilage serait

Source : MNHN, Paris

donc réversible. Un fait certain est que des structures cartilagineuses développées au début de l'ontogenèse peuvent disparaître précocement sans laisser aucune trace et leur existence éphémère risque d'être ignorée lorsque le chondrocrâne embryonnaire n'a pas été étudié sur un nombre suffisant de stades de développement.

Deux ébauches cartilagineuses primitivement distinctes se soudent l'une à l'autre lorsqu'elle viennent à se toucher par suite de leur croissance, à moins que des raisons mécaniques n'imposent l'apparition d'une articulation au point de contact. Par contre un élément cartilagineux peut se fragmenter secondairement. Une apophyse se séparera ainsi de la masse cartilagineuse aux dépens de laquelle elle s'est formée ou bien une barre cartilagineuse se scindera en deux. L'ensemble conserve alors sa morphologie initiale mais présente une articulation néoformée qui lui confère des propriétés mécaniques nouvelles. Lorsqu'un os achondral est creusé d'une cavité articulaire dans laquelle s'emboîte une apophyse sphérique cartilagineuse, celle-ci se clive et la calotte de cartilage qui s'individualise ainsi se soude à l'os ; de cette façon, le jeu de l'articulation fait pivoter l'un sur l'autre deux tissus de même nature. Ceci se produit par exemple entre l'hyomandibulaire et l'opercule. Dans tous ces cas, le processus est identique : dans la masse du cartilage d'abord homogène apparaît une zone fibreuse qui évolue et finit par constituer une double membrane périchondrale.

Ces phénomènes qui interviennent dans l'embryogenèse du chondrocrâne de tous les Téléostéens traduisent la plasticité des éléments squelettiques cartilagineux qui se soudent, s'articulent entre eux ou se fragmentent suivant les actions mécaniques exercées par la musculature dès que celle-ci devient fonctionnelle.

Le tissu osseux est caractérisé par la présence dans sa substance fondamentale d'un composé organique l'osséine imprégné de phosphate tricalcique et de carbonate de calcium, lui conférant une dureté et une rigidité particulières. L'osséine est une substance analogue au collagène, mais amorphe et non fibrilleuse ; elle entoure en général des fibres conjonctives mais celles-ci ne servent jamais de support aux sels minéraux. Le tisus osseux vrai renferme des cellules spéciales dites ostéocytes. Chez les Téléostéens, elles sont aplaties, ovalaires et pointues aux deux extrémités ou étoilées, parfois anastomosées entre elles, mais le plus souvent complètement isolées les unes des autres au milieu de la substance foudamentale. Dans le tissu ostéoïde au contraire, on ne trouve aucun élément cellulaire ; les ostéoblastes restent à la périphérie et n'envoient aucun prolongement à l'intérieur du tissu.

Le tissu osseux se forme directement à partir du mésenchyme ou, le plus fréquemment, à partir du tissu conjonctif. Dans le premier cas, le mésenchyme passe d'abord par un stade blastème et c'est seulement vers la fin de ce stade qu'il est possible de déceler une légère différence entre les blastèmes destinés à évoluer en os et ceux destinés à évoluer en cartilage, les premiers ayant des noyaux plus sphériques et plus fortement colorables. Lorsque l'os se forme à partir du tissu conjonctif ce sont des fibrocytes jeunes et primitivement arrondis qui se groupent dans les futures zones d'ossification. Au stade suivant apparaissent les ostéoblastes ; ce sont

Source : MNHN, Paris

des cellules de grande taille à noyau volumineux et plus fortement colorable que le noyau des cellules conjonctives banales. Les processus d'ossification proprement dits suivent toujours et ne précèdent jamais la différenciation de ces cellules qui paraissent jouer un rôle fondamental dans la formation des tissus osseux, d'où le nom d'ostéoblastes qui leur est donné.

Au stade suivant, de la substance préosseuse se dépose entre les ostéoblastes et un support conjonctif tel que fibres collagènes, membrane, pièce cartilagineuse ou osseuse préexistante, etc. Cette substance préosseuse s'accroît rapidement puis commence à se calcifier. Les ostéoblastes sont alors volumineux, possèdent un gros noyau accompagné d'un nucléole très apparent et renferment des granulations de nature calcaire (Blanc, 1953). Lorsque l'ostéogenèse se ralentit puis s'arrête, les ostéoblastes s'espacent les uns des autres ; certains disparaissent par histolyse, d'autres subsistent mais perdent leur forme globuleuse et deviennent aplatis. Dans le cas d'un tissu ostéoïde ils restent appliqués sur la surface de la substance osseuse ; dans le cas d'un os vrai ils sont incorporés dans cette substance et se transforment en ostéocytes. Les ostéoblastes inactifs et les ostéocytes ne semblent plus renfermer aucune granulation calcaire. Chez les Téléostéens, l'ossification débute toujours par la formation de tissu ostéoïde ; dans certains groupes, il évolue peu à peu en tissu osseux vrai, caractérisé par l'incorporation de cellules à l'intérieur de la substance fondamentale. Il en résulte que le tissu ostéoïde doit être considéré comme un tissu osseux juvénile. L'absence d'os véritable pourrait être une conséquence de la régression générale de l'ossification. Le fait qu'on la rencontre dans des lignées évolutives distinctes est en faveur de cette interprétation.

Les molécules de phosphate tricalcique n'ont aucune liaison chimique avec les longues chaînes moléculaires de l'osséine. La preuve en est que la biréfringence mesurée dans l'os est la somme algébrique des biréfringences propres à chacun des constituants. On a donc cherché à traduire en termes biochimiques simples le dépôt de phosphate qui constitue le fait essentiel dans l'ossification. L'intervention d'un système enzymatique étant admise, la source de phosphate nécessaire serait l'acide adénosinetriphosphorique (Florkin, 1954). La localisation d'un centre d'ossification se ramènerait donc à la localisation de production de l'enzyme spécifique.

Le tissu osseux se présente avec des structures variées suivant les conditions dans lesquelles il s'est formé et suivant le rôle qu'il est appelé à jouer ; il peut être compact, lamelleux, trabéculaire ou spongieux. En général les os dermiques et les os peu épais ont une structure lamelleuse. Dans les autres os, de type compact, la zone centrale est souvent remaniée par des ostéoblastes qui paraissent d'abord détruire la substance osseuse déjà formée avant de la redéposer suivant un nouveau plan. La structure devient trabéculaire puis finalement spongieuse, ce qui allège l'os sans nuire à sa résistance. Chez les Téléostéens, on n'observe jamais de canaux de Havers.

La croissance des os se fait par apposition de couches nouvelles déposées à la périphérie ; il s'agit alors d'une ossification périostique dans laquelle la couche interne de la membrane limitante présente seule une activité ostéogène. Cette croissance se poursuit durant toute la vie des Téléostéens,

Source : MNHN, Paris

mais très souvent avec des périodes de ralentissement ou d'arrêt complet coïncidant avec la reproduction, un abaissement saisonnier de la température ou d'autres modifications importantes du milieu externe et interne, la façon dont les glandes endocrines interviennent dans ces phénomènes étant encore mal connue. Une alternance d'activité et d'arrêt dans l'ostéogenèse se traduit par la formation de zones concentriques plus ou moins marquées et faciles à mettre en évidence dans la structure des os. Des os dermiques minces ont ainsi été utilisés pour des déterminations d'âge et des études de croissance.

Le crâne des Téléostéens est remarquable par la variété des tissus de soutien que l'on y rencontre et aussi par l'étendue de la gamme des rapports qui s'établissent entre les tissus cartilagineux et osseux. Au point de vue descriptif, on distingue quatre modes d'ossification suivant les positions respectives de l'os et du cartilage. L'ossification achondrale s'effectue en l'absence de tout cartilage ; c'est le cas de la plupart des os dermiques du crâne. Dans l'ossification parachondrale, l'os apparaît au voisinage immédiat d'un cartilage qui ne joue aucun rôle dans son développement, sauf peut-être en ce qui concerne la forme ; en effet l'os semble se mouler approximativement sur les contours extérieurs du cartilage dont il reste séparé par une mince couche de tissu conjonctif. Les ossifications qui se développent suivant ces deux premiers modes sont dites de membrane.

Dans l'ossification périchondrale, le tissu osseux apparaît au contact même du cartilage et repose directement sur lui, le périchondre ayant abandonné sa fonction chondrogène pour la remplacer par une fonction ostéogène. Enfin dans l'ossification enchondrale l'os se forme dans les cavités résultant de la résorption du cartilage. Chez les Téléostéens le tissu cartilagineux disparaît sans subir de changements préalables importants : les chondrocytes ne se disposent pas en file, ne sont que rarement hypertrophiés et la participation des anses vasculaires à l'ostéogenèse est toujours minime, contrairement à ce que l'on observe chez les Vertébrés supérieurs. Les ossifications des deux modes périchondral et enchondral sont dites de cartilage.

Chez les Téléostéens, à côté d'os qui sont régulièrement et en totalité de membrane ou de cartilage, on rencontre beaucoup de pièces squelettiques qui ne rentrent que difficilement dans l'une ou l'autre de ces deux catégories. On observe en effet tous les intermédiaires entre les quatre modes d'ossification définis plus haut et un même os peut se développer successivement ou simultanément suivant plusieurs d'entre eux. Par exemple une ossification nettement périchondrale au moment de son apparition s'étendra suivant le mode enchondral dans une certaine direction et directement dans le tissu conjonctif selon le mode achondral dans une autre direction. Du point de vue purement embryologique, on ne saurait donc admettre une opposition fondamentale entre os de membrane et os de cartilage ; la réalité est beaucoup plus nuancée.

On s'est demandé en outre si, au cours de la phylogenèse, un os qui était de cartilage chez les formes ancestrales peut être devenu de membrane chez les formes descendantes et *vice versa*. Les auteurs modernes se sont

Source : MNHN, Paris

finalement accordés pour répondre par l'affirmative, l'interprétation du crâne osseux des Téléostéens obligeant à admettre l'un ou l'autre des deux processus suivant les cas. Dans certaines lignées, des centres d'ossification superficiels et donnant des os purement de membrane auraient migré en profondeur jusqu'à venir au contact du cartilage sous-jacent, l'os se développant alors selon le mode périchondral. Inversement des ossifications primitivement de cartilage auraient continué à apparaître dans la même région du crâne après la régression et la disparition complète du cartilage qui conditionnait d'abord leur développement. Des exemples seront exposés et discutés ultérieurement. En pratique, le critère du mode de développement ne devra être utilisé qu'avec beaucoup de circonspection dans la recherche des homologies.

Par contre, lorsque chez certaines formes un os à l'état adulte s'étend sur un territoire normalement occupé chez les formes voisines par deux os distincts, les données de l'embryologie sont d'importance capitale pour décider s'il s'agit ou non d'un cas de fusion. Si deux ébauches, dont l'une peut d'ailleurs être une ossification de membrane et l'autre une ossification de cartilage, apparaissent bien séparées avant de se fusionner au cours de l'ontogenèse, il en résulte un os à deux composants homologue des deux pièces squelettiques que l'on rencontre bien individualisées chez les formes voisines. Il est à noter qu'une fusion précoce peut ne laisser aucune trace apparente sur l'os adulte dont la nature composite n'est alors révélée que par l'embryologie.

L'interprétation est plus délicate si aux premiers stades de développement l'existence de deux ébauches distinctes reste douteuse. Suivant que l'on admet ou qu'on rejette la fusion *ab initio*, l'os sera à deux composants comme dans le cas précédent ou à un seul composant. Ce dernier est alors censé occuper en plus du territoire qui lui était primitivement propre, le territoire que la disparition de l'autre composant a laissé libre. La possibilité de fusions d'ébauches *ab initio* n'est pas discutable et ce processus a dû jouer un rôle non négligeable au cours de l'évolution du crâne des Téléostéens. Mais dans le cas où les stades qui se sont réellement succédé au cours de la phylogenèse ne sont pas connus, la difficulté est de savoir s'il y a bien deux centres osseux fusionnés ou si l'un a disparu et dans ce dernier cas lequel a été conservé. Les ossifications de membrane ayant tendance à migrer en profondeur et les ossifications de cartilage à régresser on admet, lorsqu'il y a eu fusion d'un os de membrane et d'un os de cartilage, que le premier finit par se substituer au second. En fait la diminution du nombre des os craniens chez les Téléostéens paraît plus souvent due à des régressions et à des disparitions qu'à des fusions.

Les os dermiques à canaux sont souvent à deux composants, résultant de la fusion d'une ébauche superficielle étroitement associée au canal sensoriel et d'une ébauche plus profonde se développant d'une façon différente et plus ou moins indépendante du canal. La première est dite composant neurodermique et la seconde membranodermique. On connaît des os dont les deux composants sont bien distincts au moment de leur apparition et d'autres dont les deux composants sont fusionnés *ab initio*. On connaît

Source : MNHN, Paris

des exemples de membranodermique autonomisé et se formant malgré la disparition complète du neurodermique qui lui était primitivement associé et inversement des exemples d'os à canaux réduits au neurodermique après disparition du membranodermique.

On trouvera donc dans le crâne des Téléostéens les catégories suivantes d'os, basées sur la nature de l'ébauche ou des ébauches à partir desquelles s'effectue leur développement : dans le neurocrâne et le splanchnocrâne, des os de cartilage purs et des os mixtes à deux composants ; dans le dermocrâne, des os de membrane purs et des os à canaux, neurodermiques ou à deux composants (neuro + membranodermique). Enfin il peut y avoir des os à trois composants. La distinction de ces diverses catégories constitue, au même titre que les relations de position des os adultes vis-à-vis des autres organes, une base essentielle dans l'établissements des homologies des os du crâne et de leur nomenclature.

L'évolution ne procède pas seulement par disparition de pièces cartilagineuses ou osseuses à la suite de régressions ou de fusions d'ébauches embryonnaires. Dans plusieurs groupes, on constate au contraire une multiplication des os, principalement dans le dermocrâne. Indépendamment des cas d'individualisation de composants qui étaient régulièrement soudés chez les formes ancestrales, il peut s'agir de l'apparition de nouveaux centres d'ossification. Les os qui se sont développés de cette façon et que l'on qualifie souvent d'anamestiques, présentent des caractères particuliers ; ils restent de petite taille, sont sujets à des variations individuelles étendues et s'intercalent entre des os normaux. Aucune homologie stricte n'existe entre ces os dans la mesure où ce sont des néoformations. Leur présence doit sans doute être interprétée comme une manifestation particulière des phénomènes généraux de régression de l'ossification, dans certaines lignées en fin d'évolution.

Source : MNHN, Paris

LE CRANE EMBRYONNAIRE CARTILAGINEUX ET MEMBRANEUX

I. — Neurocrâne.

Le neurocrâne des Téléostéens, comme celui des autres Vertébrés, passe au cours de son développement par un stade membraneux et cartilagineux qui fait suite au premier stade mésenchymateux. Ce crâne embryonnaire, appelé souvent chondrocrâne, résulte de la fusion d'un certain nombre d'éléments cartilagineux correspondant chacun à un centre distinct de chondrification, mais soudés entre eux de façon à former un ensemble homogène et d'un seul tenant. Le chondrocrâne sert en quelque sorte de moule ou de support aux ossifications qui se développent ultérieurement selon les modes parachondral, périchondral et enchondral ; mais il ne constitue pas une simple préfiguration du neurocrâne ossifié définitif car certaines parties cartilagineuses régressent et disparaissent sans que rien ne rappelle chez l'adulte leur existence éphémère à un stade précoce de l'ontogenèse. Des exemples de telles résorptions sont donnés plus loin. Il y a donc intérêt à étudier séparément le développement et la morphologie du chondrocrâne en faisant abstraction des centres d'ossification qui apparaissent quelquefois, par accélération embryogénétique, avant que toutes les structures cartilagineuses ne soient entièrement formées.

En fait, ce sont les particularités de la mise en place des premières ébauches mésenchymateuses qui conditionnent les relations entre le chondrocrâne, les vaisseaux, les nerfs et les muscles. C'est donc au stade mésenchymateux que sont déterminées les grandes lignes de la constitution du crâne, celles qui persistent jusqu'à l'état adulte et auxquelles les particularités d'ordre adaptatif ou autre qui caractérisent les divers groupes systématiques n'apportent que des retouches de détail. Toutefois le stade mésenchymateux du crâne ayant été encore peu étudié dans l'ensemble des Téléostéens, il n'a pas paru nécessaire d'en faire ici une étude séparée.

A. Base du neurocrane

Chez tous les Téléostéens, les éléments de la base du neurocrâne sont les premières structures squelettiques à apparaître dans la région céphalique. On doit donc s'attendre à y observer plus facilement qu'ailleurs la distinction entre cartilages d'origine mésomésenchymateuse et ectomésenchymateuse, à y retrouver des traces de métamérie et à y reconnaître le mode de constitution du paléocrâne des Vertébrés primitifs.

Source : MNHN, Paris

La base du neurocrâne comprend quatre éléments pairs qui, chez les Téléostéens, ne peuvent être bien distingués qu'au stade mésenchymateux. Ce sont : la lame basiotique, le paracordal, le cartilage polaire et la trabécule. Dès que la chondrification se développe, les deux premiers se soudent pour former une plaque paracordale. Il en est de même des deux derniers dont l'ensemble constitue la barre trabéculaire.

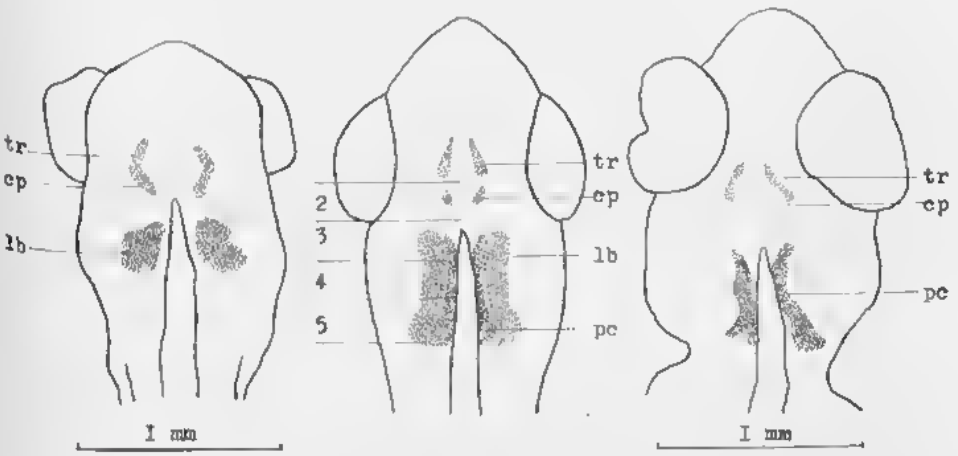


FIG. 5. — Formation de la base du neurocrâne, éléments squelettiques pointillés. Au centre, figure schématique montrant les positions respectives des trabécules (tr), des cartilages polaires (ep), des paracordaux (pc) et des lames basiotiques (lb) ; 2, 3, 4, 5, territoires somitiques. A gauche, *Heterotis niloticus* au stade de 9,5 mm (d'après DAGET et D'AUBENTON, 1957) ; on reconnaît les trabécules soudés aux cartilages polaires et les lames basiotiques. A droite, *Salmo fario* au stade de 9,6 mm (d'après DE BEER, 1937) ; on reconnaît les trabécules, auxquels sont soudés des cartilages polaires rudimentaires, et les plaques paracordales.

La lame basiotique est une formation mésenchymateuse puis cartilagineuse qui apparaît sous la capsule otique, au niveau de la corde mais non au contact de celle-ci. Le paracordal est une bandelette mésenchymateuse puis cartilagineuse qui se développe le long de la corde, entre celle-ci et la lame basiotique. Chez *Hepsetus odoe*, dès les premiers stades soit à 6,5 mm, ces deux éléments se distinguent l'un de l'autre morphologiquement et aussi histologiquement, la lame basiotique ayant des cellules disposées de façon plus concentrique et formant un cordon longitudinal (BERTMAR, 1959). En outre, le paracordal et la lame basiotique se composent de trois parties, une antérieure, une médiane et une postérieure, qui sont respectivement en relation avec les domaines du facial, du glossopharyngien et du vague et que l'on peut considérer pour cette raison comme dérivant du mésomésenchyme des trois somites hyoïdien, premier branchial et second branchial. L'individualité de ces différentes parties s'estompe au stade cartilagineux, bien que la partie antérieure du paracordal se chondrifie plus tardivement que les deux autres (BERTMAR, 1959).

Source : MNHN, Paris

L'indépendance des lames basiotiques est particulièrement nette chez *Heterotis niloticus* car elles se développent avant les paracordaux. Au stade de 9,5 mm, leurs blastèmes seuls existent, bien séparés de la corde (Daget et d'Aubenton, 1957). Il en est de même chez *Esox* et *Perca*. Quant à la distinction des trois parties antérieure, médiane et postérieure, elle est quelquefois rappelée par l'existence de plusieurs centres de chondrification dans la plaque paracordale. Ainsi chez *Salmo trutta* et *S. salar*, deux centres de chondrification ont été décrits ; l'un correspondant à une plaque paracordale antérieure, dans la région faciale, écartée de la corde ; l'autre correspondant à une plaque paracordale postérieure appliquée contre la corde. Avant de se fusionner avec l'antérieure, la plaque postérieure s'épaissit davantage vers, l'avant, au niveau du *sacculus*, plus que vers l'arrière au niveau de l'arc occipital (Stohr, 1882). Il en résulte que la plaque paracordale antérieure représente la partie antérieure de la lame basiotique et la plaque paracordale postérieure les parties médiane et postérieure du paracordal et peut-être de la lame basiotique. Les figures publiées concernant *Salmo fario* ne permettent pas de préciser davantage (De Beer, 1937).

L'existence de deux centres de chondrification séparés par une zone procartilagineuse a également été signalée dans la plaque paracordale de *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton, 1902), d'*Esox lucius* (Besrukov, 1928) et de *Mastacembelus armatus* (Bhargava, 1958). Par contre, chez d'autres Téléostéens, il a été impossible de mettre en évidence plusieurs centres de chondrification pour l'ensemble de la plaque paracordale ou de distinguer les lames basiotiques des paracordaux. Ceci peut résulter de processus d'accélération embryogénétique ayant entraîné des fusions *ab initio* entre éléments primitivement distincts. Ce serait notamment le cas chez *Leuciscus rutilus* (Huben dick, 1942).

Des cartilages polaires indépendants n'ont jamais été signalés chez les Téléostéens, car ils sont toujours unis plus ou moins précocement aux trabécules. Chez *Salmo salar*, dès les premiers stades mésenchymateux, ils sont déjà réunis, bien que de façon assez lâche, à l'extrémité caudale des trabécules, de même d'ailleurs qu'aux somites mandibulaires dont ils proviennent (Holmgren, 1943). Chez *Hepsetus odoe*, les cartilages polaires sont également reconnaissables au stade mésenchymateux ; ils sont densément nucléés et réunis aux trabécules et aux lames basiotiques par l'intermédiaire d'une zone à noyaux plus dispersés (Bertmar, 1959). Dans ces deux cas où les cartilages polaires ont pu être localisés ils occupent la même position, c'est-à-dire qu'ils sont situés entre la jonction de la carotide interne et de l'artère efférente pseudobranchiale du côté dorsal, le muscle droit externe du côté ventral. C'est la position où se trouvent les cartilages polaires de *Lepisosteus* qui eux sont des éléments cartilagineux bien individualisés (Hammarbergh, 1937).

En général les barres trabéculaires se présentent sous la forme de bandelettes cartilagineuses courbées ou sigmoïdes ce qui permet d'y distinguer une partie antérieure et une partie postérieure. Cette dernière représente les cartilages polaires ; la jonction entre ceux-ci et les trabécules est située au niveau de la saillie latérale qui correspond au passage de la carotide

Source : MNHN, Paris

interne. En ce point, la formation transitoire d'une apophyse basiptérygoïde a été signalée chez *Heterotis niloticus* 5 à 6 jours après l'éclosion (Daget et d'Aubenton, 1957). Or l'apophyse basiptérygoïde, lorsqu'elle est bien caractérisée comme chez *Lepisosteus*, se développe aux dépens du cartilage polaire. Enfin, lors de la régression des barres trabéculaires qui se produit régulièrement chez les Téléostéens au cours du développement, le cartilage commence à se résorber à la jonction entre la trabécule et le cartilage polaire qui, ainsi, se trouvent secondairement séparés l'une de l'autre.

Peu de recherches ont été faites sur l'origine et la nature des trabécules des Téléostéens. Chez *Salmo salar*, Holmgren (1943) les décrit comme se développant à partir des somites prémandibulaires tout en reconnaissant que des cellules ectomésenchymateuses pourraient prendre part à la formation de leur partie la plus antérieure. Chez *Hepsetus odoe*, la partie postérieure de la trabécule apparaît en relation avec le bord postéro-ventral du rudiment de somite prémandibulaire mais la connexion peut être secondaire et ne prouve pas que cette partie de la trabécule soit d'origine somitique. Quant à la partie antérieure, elle est au départ continue avec l'ébauche de l'arc mandibulaire de sorte que son origine ectomésenchymateuse ne paraît pas douteuse (Bertmar, 1959). Chez *Mastacembelus armatus*, les trabécules ont été décrites comme entièrement ectomésenchymateuses (Bhargava, 1958), mais aucun détail n'a été donné à l'appui de cette assertion.

Du fait que dans certains groupes de Vertébrés les trabécules ont été reconnues ectomésenchymateuses alors que dans d'autres groupes elles sont en partie ectomésenchymateuses et en partie mésomésenchymateuses, de nouvelles recherches embryologiques et expérimentales sont nécessaires pour savoir exactement ce qu'il en est dans le cas des Téléostéens. On verra plus loin que l'ectomésenchyme trabéculaire peut être considéré comme un infrapharyngomandibulaire incorporé secondairement au neurocrâne.

Les parties caudales des barres trabéculaires, toujours bien séparées l'une de l'autre, se soudent au bord antérieur des plaques paracordales ou plus précisément des lames basiotiques. Elles délimitent latéralement la fenêtre hypophysaire proprement dite. Quant aux plaques paracordales, elles s'étendent largement en surface et se fusionnent médianement au-dessus de la corde pour former la plaque basale. Cette fusion peut s'effectuer en arrière de la pointe de la corde comme chez *Solea variegata* au stade 5 (Berrill, 1925) ou *Heterotis niloticus* au stade de 10 mm (Daget et d'Aubenton, 1957), ou déborder la pointe de la corde vers l'avant comme chez *Gasterosteus* au stade de 9 mm (Swinnerton, 1902). Dans le premier cas la fenêtre hypophysaire s'étend d'abord vers l'arrière jusqu'à la pointe de la corde, mais le cartilage s'accroissant rapidement alors que la corde elle-même entre en régression à partir du moment où le chondrocrâne se développe, elle se trouve bientôt, comme dans le second cas, limitée caudalement en avant de la pointe de la corde par le bord antérieur de la plaque basale.

Chez *Salmo fario*, au stade de 14 mm, du fait que les parties antérieures des paracordaux ne sont pas chondrifiées, les plaques paracordales s'écartent de la corde ; elles sont de plus tordues selon leur axe longitudinal de sorte

Source : MNHN, Paris

que leur bord médian se trouve à un niveau supérieur à celui du bord latéral. Il se forme alors un pont cartilagineux dit prootique reliant entre eux les deux bords médians en avant de la pointe de la corde. L'espace qui reste libre en arrière du pont prootique constitue la fenêtre basicraniale qui est située en arrière de la fenêtre hypophysaire et dans un plan supérieur à celle-ci (De Beer, 1937). Cette fenêtre basicraniale peut se combler et devenir virtuelle mais elle est encore bien caractérisée chez *Salmo salar* au stade de 25 mm (Gaupp, 1905).

L'extension vers l'avant de la fenêtre hypophysaire varie suivant que les parties antérieures des trabécules restent écartées ou au contraire se rapprochent et se soudent l'une à l'autre. Les deux cas se rencontrent chez les Téléostéens et ils correspondent à deux types d'architecture crânienne nettement différents.

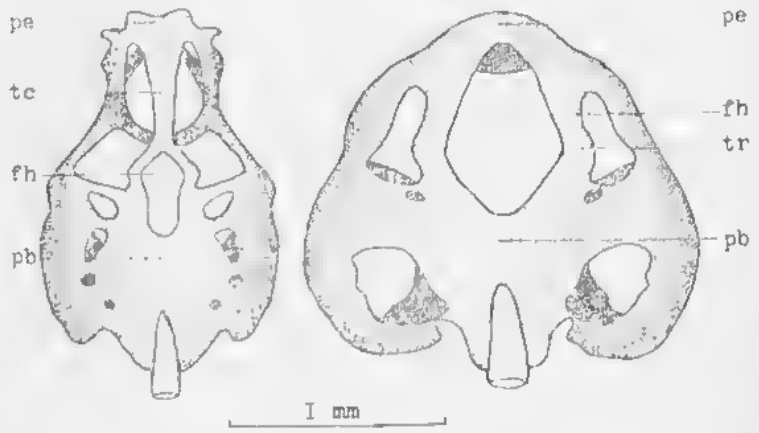


Fig. 6. — Base du chondrocrâne en vue ventrale chez *Leuciscus rutilus* au stade de 10 mm à gauche (d'après Hubendick, 1912) et chez *Mormyrus rume* au stade de 10 mm à droite (d'après Daget et d'Aubenton, 1960) ; le premier crâne est tropitrabique, le second platytrabique ; fh, fenêtre hypophysaire ; pb, plaque basale ; pe plaque ethmoïdienne ; tc, *trabecula communis* ; tr, barre trabéculaire.

Lorsque les yeux sont de grande taille, ce qui implique des globes oculaires rapprochés l'un de l'autre et du plan sagittal médian, les parties antérieures des trabécules, déjà peu écartées l'une de l'autre au moment de leur apparition, se soudent pour former une barre cartilagineuse médiane dite *trabecula communis*. C'est seulement sous la région ethmoïdienne que l'extrémité rostrale de cette trabécule impaire s'élargit en une plaque ethmoïdienne. Les crânes de ce type sont dits tropitrabiques.

Au contraire lorsque les yeux sont petits, les parties antérieures des trabécules restent écartées ; elles ne sont réunies par la plaque ethmoïdienne qu'en avant de la région orbitaire de sorte que la fenêtre hypophysaire s'étend jusqu'à la plaque ethmoïdienne. Les crânes de ce type sont dits

Source : MNHN, Paris

platytrabiques. Naturellement entre ces deux types bien tranchés, il peut exister des intermédiaires. On constate en outre, dans le cas des crânes tropitrabiques, que les trabécules sont relativement plus éloignées l'une de l'autre au moment de leur apparition qu'aux stades ultérieurs. Ceci pourrait être le rappel d'une condition ancestrale ou si l'on préfère d'un stade phylogénétique à crâne platytrabique par lequel seraient passés les Vertébrés primitifs. Mais on ne saurait en conclure que le platytrabisme est un caractère archaïque des Téléostéens car selon toute vraisemblance il a été réacquis secondairement par certaines lignées comme celles des *Mormyroidei* et des

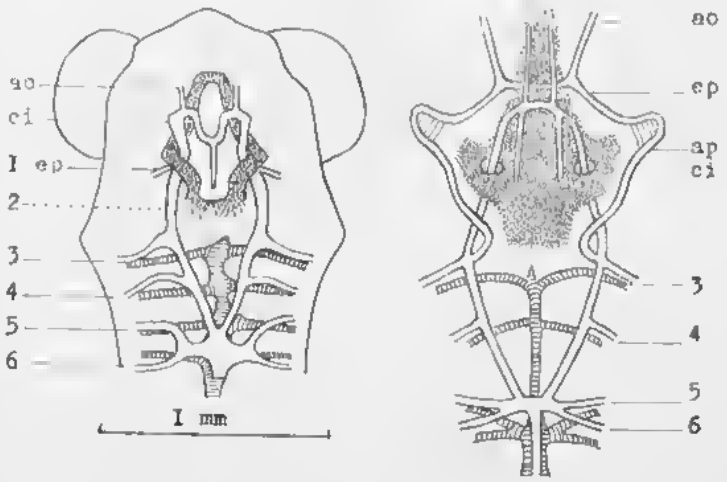


FIG. 7. — *Heterotis niloticus*, système artériel en vue dorsale, ante ventrale et artères afférentes annelées. A gauche, stade de 10 mm avec le contour cartilagineux de la fenêtre hypophysaire pointillé. A droite, stade de 33 mm (schématisé) avec la base osseuse du crâne (parasphénoïde) pointillée (d'après HAGET et D'AUBENTON, 1957) ; 1, premier arc aortique embryonnaire ; 2, deuxième arc aortique embryonnaire disparu ; 3, 4, 5, 6, arcs aortiques embryonnaires donnant les afférentes et efférentes branchiales ; ao, artère ophtalmique ; ap, afférente pseudobranchiale ; ci, carotide interne ; ep, efférente pseudobranchiale.

Siluroidei. En effet, la majorité des Téléostéens possède un crâne tropitrabique et les Actinoptérygiens fossiles les plus anciens, dont les formes ancestrales directes des Téléostéens ne devaient pas différer beaucoup, ont généralement de gros yeux, ce qui implique l'existence d'un chondrocrâne embryonnaire tropitrabique. Par ailleurs, les *Siluroidei* sont plus étroitement apparentés aux autres Cypriniformes à crâne tropitrabique et les *Mormyroidei* aux autres Clupéiformes également à crâne tropitrabique que les *Siluroidei* et les *Mormyroidei* ne le sont entre eux. Enfin dans ces deux groupes on observe, associées au platytrabisme, diverses relations atypiques entre les carotides internes et les trabécules, indices de remaniements secondaires dans la région correspondante du crâne.

Source : MNHN, Paris

Chez l'embryon, le tronc aortique ventral est impair ; l'aorte dorsale est également impaire dans le tronc, mais dans la région céphalique elle se dédouble et forme un *circulus cephalicus*. Les arcs aortiques embryonnaires se développent entre l'aorte ventrale et les deux aortes latéro-dorsales ; ils sont au nombre de six que l'on numérote de l'avant vers l'arrière, dans leur ordre d'apparition normal. De ces six arcs aortiques le second dit hyoïdien régresse et disparaît très précocement chez les Téléostéens. Il en est de même du premier dit mandibulaire lorsqu'il n'y a pas de pseudobranchie, comme chez les *Mormyroidei*, les *Siluroidei*, etc. Dans le cas contraire, le premier arc aortique donne l'artère efférente pseudobranchiale. Celle-ci, au début de l'ontogenèse se jette dans la carotide interne, un peu en arrière de l'artère ophtalmique.

Cette disposition primitive ne tarde pas à subir d'importantes modifications. En règle générale, l'artère efférente pseudobranchiale et l'artère ophtalmique se séparent de la carotide interne et se raccordent l'une à l'autre tandis qu'une commissure transversale réunit les deux efférentes pseudobranchiales en formant un cercle céphalique secondaire. Certains auteurs ont attaché une grande importance à la position relative de ces artères et des éléments du chondrocrâne, supposée rester constante. Cette constance n'est cependant pas absolue du fait que le système artériel peut facilement subir des remaniements au cours de l'ontogenèse par régression de certains segments et formation de nouvelles branches.

Chez la grande majorité des Téléostéens, au moins ceux à crâne tropitrabiques, les carotides internes pénètrent dans le crâne par la fenêtre hypophysaire et passent par conséquent du côté interne ou médian des barres trabéculaires. Chez *Corydoras*, au début du développement la barre trabéculaire se chondrifie latéralement à la carotide mais forme, en arrière de celle-ci, une apophyse médiane. Il en résulte que la carotide passe dans le fond d'une encoche creusée sur le bord médian du cartilage ; au cours de la croissance, l'encoche devient de plus en plus profonde et le cartilage finit par entourer complètement la carotide interne qui dès lors ne passe plus par la fenêtre hypophysaire mais perce directement la barre trabéculaire (Holmgren, 1943). Chez *Gymnarchus niloticus*, au stade le plus jeune qui ait été décrit, la carotide interne perce également la barre trabéculaire (Assheton, 1907). Une disposition analogue existe au stade mésenchymateux chez *Hepsetus* et *Esox* ; la trabécule est d'abord reliée au cartilage polaire de part et d'autre de la carotide interne, mais la liaison externe seule se chondrifie alors que la liaison interne régresse et disparaît (Bertmar, 1959).

Par contre chez *Mormyrus rume*, dès le stade de 10 mm de longueur totale, la carotide interne a été décrite comme passant du côté externe de la barre trabéculaire avant de pénétrer dans le chondrocrâne (Daget et d'Aubenton, 1960). Il en est de même chez les alevins d'*Ameiurus* à partir d'un certain âge (Allis, 1908). Mais il s'agirait dans ce dernier cas d'une modification secondaire du système artériel qui se produit au cours de l'ontogenèse. En effet au stade de 10 mm, la carotide se bifurque ventralement à la barre trabéculaire ; l'une des branches qui représente la carotide interne primitive passe dans une encoche du bord interne de la barre trabé-

Source : MNHN, Paris

culaire ; l'autre branche passe latéralement. Ultérieurement les deux branches se réunissent de façon à former une boucle autour de la barre trabéculaire puis la branche médiane régresse et disparaît, la branche externe subsistant seule (De Beer, 1937). Il est à remarquer que ces deux cas atypiques, où la carotide interne passe à l'extérieur de la barre trabéculaire, concernant des formes à crâne platytrabique.

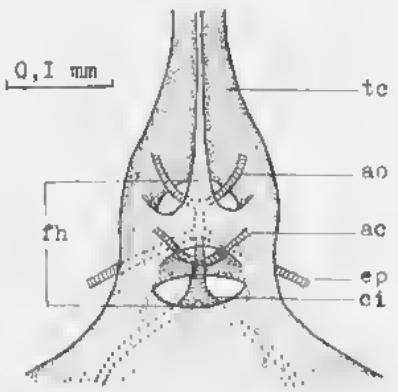


Fig. 8. — *Anguilla vulgaris*, vue dorsale de la région hypophysaire du chondrocrâne, au stade de 31 mm (d'après Norman, 1926) ; ac, artère cérébrale ; ao, artère ophtalmique ; ci, carotide interne ; ep, efférente pseudobranchiale ; fh, fenêtre hypophysaire ; tc, *trabecula communis*.

Chez *Anguilla vulgaris*, des formations cartilagineuses très particulières apparaissent en relation avec la fenêtre hypophysaire (Norman, 1926). Au stade de 11 mm, la *trabecula communis* est prolongée caudalement, au dessus de la partie antérieure de la fenêtre, par une apophyse médiane sur laquelle s'insèrent les muscles droits de l'œil. Aux stades suivants cette apophyse prend la forme d'un 'I' dont la barre transversale se soude par ses extrémités aux bords dorso-latéraux de la fenêtre hypophysaire. Un peu plus en arrière et à un niveau plus bas, une autre barre cartilagineuse transversale relie les bords ventro-latéraux de la fenêtre qui se trouve ainsi compartimentée. Les carotides internes, réunies en un tronc commun, passent dans la partie postérieure de la fenêtre hypophysaire, par dessus la barre transversale postérieure et sous la barre transversale antérieure. Ce tronc, après avoir émis deux artères cérébrales, reçoit les deux efférentes pseudobranchiales en avant de la barre transversale postérieure puis se bifurque en deux artères ophtalmiques qui passent de chaque côté de l'apophyse médiane de la *trabecula communis*. Par ailleurs, toutes ces branches artérielles présentent par rapport aux barres trabéculaires les relations typiques pour les Téléostéens, les efférentes pseudobranchiales passant au-dessous et les artères ophtalmiques au-dessus

Chez les Téléostéens, il se produit semble-t-il toujours et indépendamment de tout processus d'ossification périchondrale ou enchondrale, une résorption du cartilage dans la région hypophysaire. Cette résorption débute au niveau

Source : MNHN, Paris

des carotides internes, là où se fait la jonction entre trabécule et cartilage polaire ; elle progresse ensuite vers l'avant et atteint parfois la plaque ethmoïdienne. Dans le groupe des Anguilliformes dont le chondrocrâne subit une régression considérable au cours de la métamorphose, ces phénomènes sont particulièrement importants. Chez *Anguilla vulgaris* par exemple, le septe internasal, le rostre, la lame orbito-nasale, le *taenia marginalis* et la *trabecula communis* disparaissent ; il ne subsiste du chondrocrâne dans les régions ethmoïdienne et orbitonasale qu'une partie de la plaque ethmoïdienne et un nodule cartilagineux d'origine trabéculaire au point d'insertion des muscles droits de l'œil (Norman, 1926).

Cette résorption des barres trabéculaires est un caractère essentiel du chondrocrâne des Téléostéens. Chez les Actinoptérygiens moins spécialisés, le cartilage ne manifeste, dans la région correspondante, aucune tendance à disparaître même aux stades adultes. Chez *Amia* et *Lepisosteus* par exemple, il tend au contraire, par accroissement centripète, à réduire l'étendue de la fenêtre hypophysaire et à entourer complètement les carotides internes. Le fait que la base du chondrocrâne se coupe en deux chez les Téléostéens au cours de l'ontogenèse, serait de nature à compromettre la rigidité du neurocrâne si une ossification de membrane, le parasphénoïde, ne se développait de façon très précoce et ne venait soustendre la base du crâne depuis la région ethmoïdienne jusqu'à la région occipitale. Le parasphénoïde est en fait devenu chez les Téléostéens la pierre angulaire qui soutient tout l'édifice crânien.

B. Région ethmoïdienne

La région ethmoïdienne du chondrocrâne est située en avant du *planum antorbitale*, dérivé en partie de la lame orbitonasale et qui limite antérieurement l'orbite. Dans son ensemble, elle joue un rôle de protection vis-à-vis des organes olfactifs et accessoirement de support pour certaines pièces de l'armature buccale. Son architecture dépend donc essentiellement de la position qu'occupe le télencéphale par rapport aux sacs olfactifs et du degré de développement de ceux-ci.

Au début de la chondrification, les trabécules sont toujours bien séparées l'une de l'autre. Lorsque leurs extrémités antérieures sont dirigées vers l'extérieur, on donne à ces extrémités le nom de cornes trabéculaires. Mais à partir du moment où une plaque ethmoïdienne médiane s'est constituée, il est préférable d'appeler cornes préethmoïdiennes les apophyses antéro-latérales de cette plaque. Des cornes préethmoïdiennes n'existent pas chez tous les Téléostéens. On en a décrit chez *Gasterosteus aculeatus* au stade de 5 mm, servant de support aux apophyses ptérygoïdes des palato-carrés (Swinnerton, 1902). Chez *Hepsetus odoe* au stade de 8 mm, les cornes préethmoïdiennes sont reliées aux apophyses ptérygoïdes par l'intermédiaire de cartilages de liaison qui se chondrifient de façon indépendante (Bertmar, 1959). Des cornes préethmoïdiennes ont également été signalées chez *Ameiurus nebulosus* au stade de 10 mm (De Beer, 1937) et *Mastacembelus armatus* au stade de 9,7 mm (Bhargava, 1958).

Source : MNHN, Paris

A l'avant de la plaque ethmoïdienne de *Solea variegata*, deux apophyses se développent vers le bas et finissent par se souder l'une à l'autre en laissant subsister un petit orifice médian (Berrill, 1925). Il en est de même chez *Exocoetus* qui, au stade de 5 mm, présente une sorte de fontanelle devant la plaque ethmoïdienne proprement dite (Lasdin, 1903). Bien qu'il s'agisse dans ces deux cas d'apophyses dirigées non pas vers l'extérieur mais vers le bas et l'intérieur de façon à se souder médianement l'une à l'autre, un rapprochement avec les cornes préethmoïdiennes paraît s'imposer.

La majorité des Téléostéens, à crâne tropitrabique, ont une cavité crânienne qui se termine en arrière de la région nasale. La plaque ethmoïdienne se forme alors en avant du télencéphale et dans son axe longitudinal médian apparaît un bourrelet cartilagineux. C'est l'ébauche du septe internasal qui ne se développe jamais à partir d'un blastème indépendant. Certains Téléostéens présentent en outre une apophyse entethmoïde paire, en arrière de l'ébauche du septe internasal et médianement aux sacs olfactifs. Chez *Hepsetus odoe* au stade de 8 mm, cette apophyse entethmoïde est encore mésenchymateuse, séparée de la trabécule et reliée ventralement au muscle oblique supérieur qui s'insère, comme le muscle oblique inférieur, sur la trabécule (Bertmar, 1959). Aux stades ultérieurs, ces apophyses entethmoïdes sont incorporées dans le septe internasal cartilagineux qui constitue la paroi mésale commune aux deux capsules nasales.

Lorsque le crâne est platytrabique, la cavité crânienne s'étend davantage vers l'avant ; la plaque ethmoïdienne se trouve sous le télencéphale et aucun septe médian ne peut se développer. Le *cavum cranii* est alors limité antérieurement par une paroi cartilagineuse dite *lamina precerebralis*. *Mormyrus rume*, forme microsmique, c'est-à-dire à organes olfactifs rudimentaires et n'ayant plus de capsules nasales, offre un exemple typique de cette disposition (Daget et d'Aubenton, 1960). La *lamina precerebralis*, bien que son orientation soit transversale et non longitudinale, est cependant homologue du septe internasal. En effet, chez *Anguilla* le *cavum cranii* s'étend d'abord jusqu'à l'avant de la région ethmoïdienne et il apparaît une véritable *lamina precerebralis* ; par la suite, celle-ci se transforme en septe internasal, l'extrémité antérieure du *cavum cranii* étant progressivement refoulée vers l'arrière (Kindred, 1919).

Un élément caractéristique de la région ethmoïdienne du chondrocrâne est la lame orbitonasale. Elle est généralement décrite chez les Téléostéens comme une apophyse latéro-postérieure de la plaque ethmoïdienne qui s'accroît vers le haut. Chez *Hepsetus odoe* la lame orbitonasale ne se forme pas à partir d'un blastème indépendant ; dès les premiers stades son ébauche est reliée à l'apophyse ptérygoïde du palato-carré et aussi à la trabécule mais alors que la première liaison est large, la seconde est très ténue et la partie en relation avec l'apophyse ptérygoïde est celle qui se différencie la première (Bertmar, 1959). Ces particularités viennent à l'appui de l'hypothèse d'Holmgren (1913) selon laquelle la lame orbitonasale serait d'origine viscérale et secondairement incorporée au neurocrâne. On connaît d'ailleurs des cas où elle a conservé une certaine individualité. Chez *Syngnathus fuscus* au stade de 8 mm par exemple, c'est un élément cartilagineux indépendant

Source : MNHN, Paris

dont la base ne se soude à la plaque ethmoïdienne qu'assez tardivement (KINDRED, 1921).

La lame orbitonasale ne participe pas à la formation de la paroi latérale du neurocrâne. Elle en est séparée par un espace extramural dit fissure orbitonasale. Dans cette fissure, largement ouverte vers le haut au début, passent le nerf ophtalmique, l'artère orbitonasale, parfois une veine et le nerf olfactif lorsque le *foramen olfactorium evehens* s'ouvre en arrière. Les muscles obliques de l'œil peuvent aussi s'engager dans la fissure orbitonasale. La lame orbitonasale semble avoir totalement disparu chez les *Mormyroidei*, nerfs et vaisseaux passant à l'extérieur de toutes les structures cartilagineuses du chondrocrâne (DAGET et D'AUBENTON, 1960).

Si la lame orbitonasale est bien d'origine viscérale, elle serait l'homologue d'un suprapharyngoprémandibulaire. Quant à l'infrapharyngoprémandibulaire s il en existe encore des traces reconnaissables chez les Téléostéens, on doit les rechercher à la face ventrale de la plaque ethmoïdienne, entre les extrémités antérieures des deux palato-carrés. Chez *Salmo* a été précisément décrit un amas de mésenchyme assez mal individualisé mais qui, aux premiers stades de développement, présente ces caractéristiques. Ce blastème, d'abord pair, forme ensuite une commissure palatine puis se soude à la face ventrale de la plaque ethmoïdienne là où apparaîtra ultérieurement le vomer (HOLMGREN, 1943). Il est vraisemblable que des ébauches identiques et pouvant représenter les vestiges d'un infrapharyngoprémandibulaire incorporé à la région ethmoïdienne du neurocrâne, pourront être retrouvées chez d'autres Téléostéens.

Le cartilage préorbitaire est un élément pair situé dorsalement à la limite entre la région ethmoïdienne et la région orbitaire. Il n'existe en fait que chez certaines formes comme *Esox lucius* (HAMMARBERGH, 1937) et *Hepsetus odoe* où il est représenté par un centre de chondrification bien individualisé (BERTMAR, 1959). Dans la plupart des cas il n'est pas distinct de l'extrémité antérieure de la *taenia marginalis* cartilagineuse comme chez *Salmo fario* (DE BEER, 1937). Les deux cartilages préorbitaires peuvent être réunis entre eux par un pont paraphysaire. D'autre part ils sont réunis au septe internasal par les commissures sphénoseptales et aux extrémités supérieures des lames orbitonasales par les commissures sphénethmoïdiennes. Celles-ci ferment donc les fissures orbitonasales qui, par suite de la croissance du cartilage, tendent à se combler en ne laissant libres que des orifices pour le passage des nerfs et des vaisseaux. Ainsi se constitue au niveau de la lame orbitonasale un *planum antorbitale* cartilagineux qui sépare la région orbitaire de la région nasale.

Les capsules nasales des Téléostéens sont toujours incomplètes et n'entourent que partiellement les sacs olfactifs. Parois latérales et antérieures font toujours défaut. Le toit manque également ou reste rudimentaire, résultant d'un simple élargissement de la partie supérieure du septe internasal. Le plancher ou *solum nasi* est en général mieux développé, étant constitué par la plaque ethmoïdienne. Mais chez *Mastacembelus armatus* cette plaque d'abord large et aplatie se rétrécit assez rapidement au cours de la craniogenèse c'est-à-dire que le plancher des capsules nasales régresse

Source : MNHN, Paris

et tend à disparaître (Bhargava, 1958). Seules les parois médianes représentées par le septe internasal et les parois postérieures représentées par le *planum antorbitale* sont bien développées. Souvent même le septe internasal s'élargit et constitue un véritable massif ethmoïdien qui pousse parfois vers l'avant un prolongement ou rostre cartilagineux. Un rostre simple

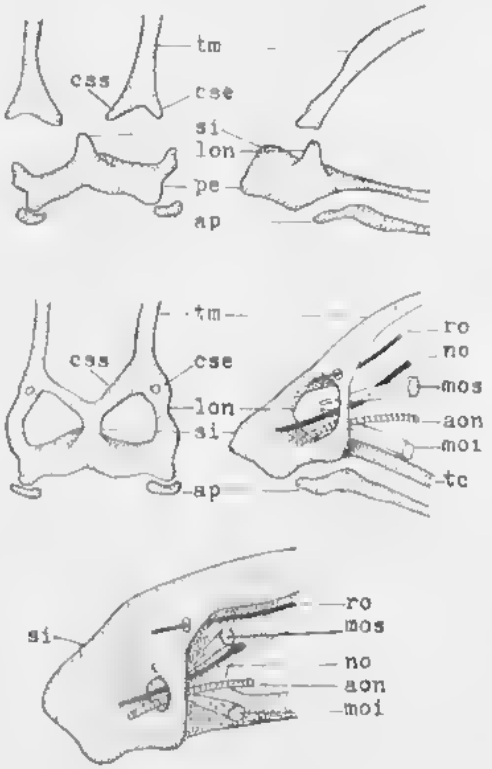


Fig. 9. — Développement de la région ethmoïdienne du chondrocrâne de *Salmo fario* entre les stades de 15,5 et 30 mm (d'après De Beer, 1937) ; aon, artère orbitonasale ; ap, apophyse ptérygoïde ; cse, commissure sphénethmoïdienne ; css, commissure sphénoseptale ; lon, lame orbitonasale ; moi, muscle oblique inférieur ; mos, muscle oblique supérieur ; no, nerf olfactif ; pe, plaque ethmoïdienne ; ro, *Ramus ophthalmicus* ; si, septe internasal ; tc, *trabecula communis* ; tm, *taenia marginalis*.

particulièrement bien développé existe chez *Anguilla vulgaris* (Norman, 1926). Chez *Mormyrus rume* le rostre apparaît assez tardivement et présente une dépression médiane séparant deux excroissances latérales (Daget et d' Aubenton, 1960).

La structure de la région ethmoïdienne du chondrocrâne est sujette à d'importantes variations. Quatre types seulement seront décrits ici. Dans le type *Salmo*, à crâne tropitrabique, le haut de la lame orbitonasale est dirigé vers l'avant ou se trouve départé vers l'avant au cours de la croissance

Source : MNHN, Paris

Le *foramen olfactorium evehens*, par lequel le nerf olfactif sort de la cavité crânienne, s'ouvre alors en arrière du *planum antorbitale*. Ce *foramen* est limité en arrière par la racine préoptique, en avant par le septe internasal, en haut par la commissure sphénoseptale et en bas par la *trabecula communis* ou la plaque ethmoïdienne. Le *foramen olfactorium advehens* par lequel le nerf olfactif pénètre dans la cavité du sac olfactif est limité par la lame orbitonasale du côté latéral, le septe internasal du côté médian, la commissure sphénethmoïdienne en haut et la plaque ethmoïdienne en bas. Entre ces

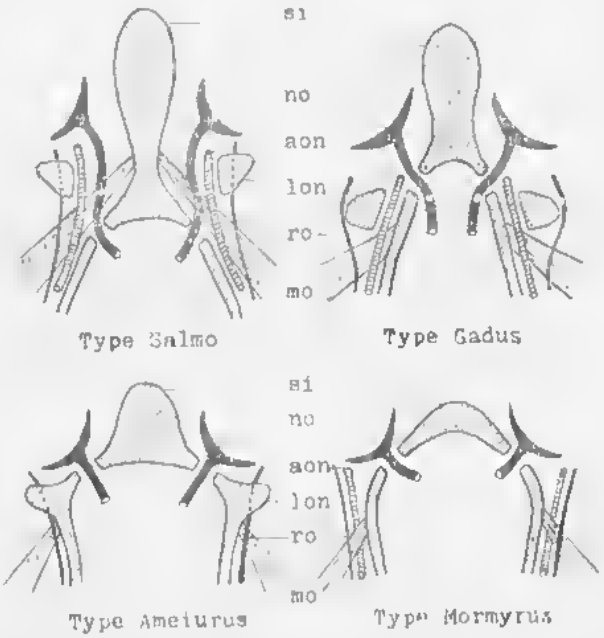


FIG. 10. — Morphologie schématique de la région ethmoïdienne du chondrocrâne de quelques Téléostéens : types *Salmo*, *Gadus*, *Ameiurus* (d'après DE BEER, 1937) et *Mormyrus* (d'après DAGET et D'AUBENTON, 1960) ; aon, artère orbitonasale ; lon, lame orbitonasale ; mo, muscles obliques de l'œil ; no, nerf et organe olfactifs ; ro, *Ramus ophthalmicus* ; si, septe internasal ou *lamina precerebralis*.

deux *foramen*, le nerf olfactif court librement à l'extérieur du chondrocrâne dans un espace appelé *cavum orbitonasale*. Cet espace communique largement avec l'orbite dont il constitue un simple prolongement antérieur dans lequel pénètrent, outre le nerf olfactif, les muscles obliques de l'œil, l'artère orbitonasale et le *Ramus ophthalmicus*. Le *foramen olfactorium advehens* et le *cavum orbitonasale* correspondent respectivement aux ouvertures antérieure et postérieure de la fissure orbitonasale primitive. Le *planum antorbitale* est finalement percé de deux passages ou canaux, un en haut pour le *Ramus ophthalmicus* et un plus large en bas pour le nerf olfactif et l'artère orbitonasale (DE BEER, 1937).

Source : MNHN, Paris

Dans le type *Gadus*, également à crâne tropitrabique, le haut de la lame orbitonasale est dirigé vers l'arrière et le nerf olfactif passe directement de la cavité crânienne à celle du sac olfactif. Dans le cas de *Gadus merlangus* qui n'a pas de racine préoptique (De Beer, 1937), le *foramen olfactorium cerebri* n'est pas limité par du cartilage et seul le *foramen olfactorium advehens* est bien défini. Le *planum antorbitale* n'est percé que d'un canal pour l'artère orbitonasale, le *Ramus ophthalmicus* passant dorsalement à l'extérieur du chondrocrâne.

Dans le type *Ameiurus*, à crâne platytrabique, la structure est très voisine de la précédente. La lame orbitonasale est située en face de la racine préoptique et du fait de la présence de celle-ci, c'est le *foramen olfactorium cerebri* qui est seul bien défini. Le *planum antorbitale* n'est percé que d'un canal pour le *Ramus ophthalmicus* (De Beer, 1937).

Enfin dans le type *Mormyrus*, la structure de la région ethmoïdienne se trouve simplifiée à l'extrême : il n'y a plus ni lame orbitonasale ni *planum antorbitale* et il existe seulement un *foramen olfactorium cerebri* (Daget et d'Aubenton, 1960).

C. Région otique

Alors que les capsules nasales des Téléostéens sont toujours incomplètes et largement ouvertes vers l'extérieur, les capsules otiques cartilagineuses sont le plus souvent closes, la paroi médiane seule faisant régulièrement défaut. L'organe stato-acoustique ou labyrinthe membraneux, que la capsule entoure et protège, est donc plus ou moins accolé à l'encéphale. Il comprend trois canaux semi-circulaires, deux verticaux, l'un antérieur, l'autre postérieur, perpendiculaires entre eux et un canal horizontal, appelé souvent latéral parce qu'il fait saillie sur le côté. Tous ces canaux partent de l'*utriculus*. Celui-ci communique ou non avec le *sacculus* qui présente une constriction limitant un *recessus* caudal dit *lagena*. L'ensemble renferme trois otolithes : le *lapillus* correspondant à la *macula utriculi*, la *sagitta* correspondant à la *macula sacculi* et l'*asteriscus* correspondant à la *macula lagenae*. Ces divers éléments se retrouvent chez tous les Téléostéens mais leurs proportions relatives varient dans de larges proportions. Les canaux semi-circulaires sont en général bien développés et la capsule otique de grande taille. Mais chez *Hippocampus* les canaux sont ramassés les uns contre les autres et l'ensemble du labyrinthe appliqué contre l'encéphale de sorte que la capsule otique est réduite.

La chondrification des capsules otiques débute très précocement à la base de celles-ci. Chez *Hepsetus odoe* ont été identifiés deux blastèmes ; l'un, correspondant à un cartilage otique antérieur, est situé dans la région du nerf facial, sous la partie antérieure de la vésicule otique ; l'autre, correspondant à un cartilage otique postérieur, est situé dans la région du nerf glossopharyngien, sous la partie postérieure de la vésicule otique. Le blastème antérieur est relié à la lame basiotique par la commissure basicapsulaire antérieure en arrière du nerf facial, tandis que le blastème postérieur est relié à la lame basiotique par la commissure basivestibulaire en avant

Source : MNHN, Paris

du nerf glossopharyngien. Ces deux commissures délimitent une fenêtre basicapsulaire antérieure ou fenêtre basicapsulaire vraie. Plus tard une commissure basicapsulaire postérieure apparaît caudalement et délimite avec la commissure basivestibulaire une fenêtre basicapsulaire postérieure dans laquelle passe le nerf glossopharyngien (Bertmar, 1959).

La chondrification débute toujours par le cartilage otique antérieur et la commissure basicapsulaire antérieure. L'espace qui reste libre en arrière de cette commissure, entre la lame basiotique et la capsule otique est appelé fissure métotique. Au début, les nerfs glossopharyngien et vague passent dans cette fissure et les fenêtres basicapsulaires n'en sont que des parties isolées par la formation des commissures basivestibulaire et basicapsulaire postérieure. La fissure métotique se trouve complètement oblitérée lorsque la *pila occipitalis* se soude à la région otique et ferme le *foramen vagum*.

Chez *Salmo fario* au stade de 10,5 mm le cartilage otique antérieur est bien individualisé et réuni à la lame basiotique par une commissure basicapsulaire antérieure encore procartilagineuse. Au stade de 11,4 mm, le cartilage otique postérieur et les deux commissures basicapsulaires antérieure et postérieure sont chondrifiées. Il existe donc à ce stade une vaste fenêtre basicapsulaire dans laquelle passe le nerf glossopharyngien. C'est seulement au stade de 12,3 mm que la commissure basivestibulaire est chondrifiée, séparant de la fenêtre basicapsulaire antérieure un *foramen glossopharyngeum* qui représente la fenêtre basicapsulaire postérieure. Enfin au stade de 14,2 mm la fenêtre basicapsulaire antérieure est recoupée en deux par une travée cartilagineuse ; elle s'oblitère complètement par la suite (De Beer, 1937).

Chez *Gasterosteus aculeatus* au stade de 4,2 mm le cartilage otique antérieur est réuni à la lame basiotique par une commissure basicapsulaire antérieure, tous ces éléments étant cartilagineux. Au stade d'environ 5 mm, le cartilage otique postérieur s'est chondrifié en continuité avec l'antérieur et une commissure basivestibulaire est ébauchée sans que la fissure métotique en soit réduite. Aux stades suivants, la *pila occipitalis* se soude à la paroi postérieure de la capsule otique mais il n'y a pas de commissure basicapsulaire postérieure. De plus la commissure basivestibulaire en se développant oblitère complètement la partie antérieure de la fissure métotique ; à aucun stade il n'existe de fenêtre basicapsulaire antérieure. La partie postérieure de la fissure métotique fermée caudalement constitue un *foramen meloticum* commun aux nerfs glossopharyngien et vague (Swinnerton, 1902).

La fenêtre basicapsulaire antérieure, à travers laquelle ne passe aucun nerf ni aucun autre organe, a donc tendance à s'oblitérer précocement. Chez *Mastacembelus armatus* au stade de 7,3 mm le cartilage otique et la commissure basicapsulaire antérieure sont chondrifiés ; au stade de 8 mm la commissure basicapsulaire postérieure est apparue (Bhargava, 1958) mais la fenêtre basicapsulaire très réduite paraît être l'homologue de la fenêtre basicapsulaire postérieure ; l'antérieure aurait disparu de l'ontogenèse et la commissure basivestibulaire serait confondue avec le bord postérieur de la commissure basicapsulaire antérieure.

Au cours du développement de la paroi latérale et de la paroi supé-

Source : MNHN, Paris

rieure de la capsule otique, le cartilage se forme d'abord au voisinage des canaux semi-circulaires qu'il protège. Il peut ainsi apparaître une fenêtre supracapsulaire entre le canal horizontal et les deux canaux verticaux.

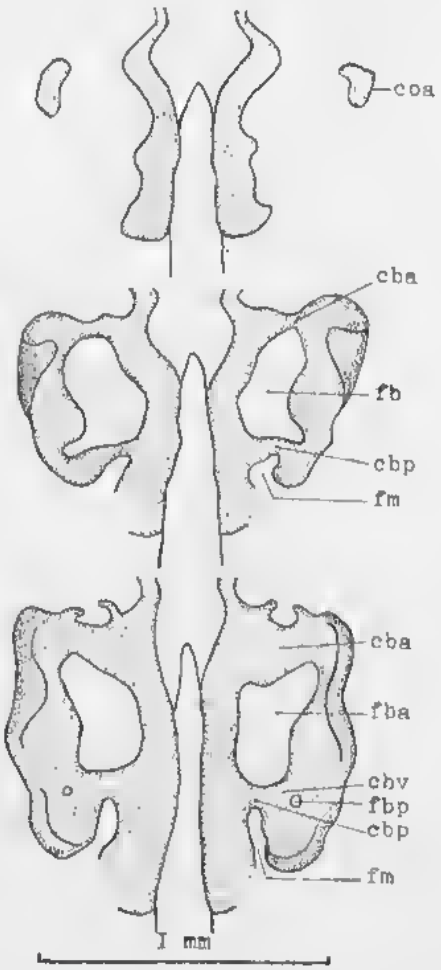


FIG. 11. — Trois stades successifs de la formation des capsules otiques cartilagineuses chez *Salmo fario* entre 10,5 et 12,3 mm (d'après DE BEER, 1937). Les régions trabéculaires et les arcs occipitaux n'ont pas été représentés ; cba, cbp, commissures basicapsulaires antérieure et postérieure ; cbv, commissure basivestibulaire ; coa, cartilage otique antérieur ; fb, fenêtre basicapsulaire ; fba, fbp, fenêtres basicapsulaires antérieure et postérieure ; fm, fissure métotique.

Elle correspond à la dépression du neurocrâne dite fosse de Bridge qui était fréquente chez les Actinoptérygiens primitifs fossiles mais qui n'existe plus chez les Téléostéens. Une fenêtre supracapsulaire est caractéristique du chondrocrâne des *Mormyroidei* (DAGET et D'AUBENTON, 1960). Quant

Source : MNHN, Paris

au canal horizontal, il lui correspond une saillie latérale, généralement accompagnée d'une crête longitudinale dite *crista parotica* sous laquelle vient s'appuyer la tête articulaire de l'hyomandibulaire. En avant de cette crête, la capsule otique pousse latéralement une apophyse postorbitaire dont la base est souvent percée d'un canal pour le *Ramus oticus facialis* qui va innerver un ou plusieurs neuromastes de la série infraorbitaire. Ce

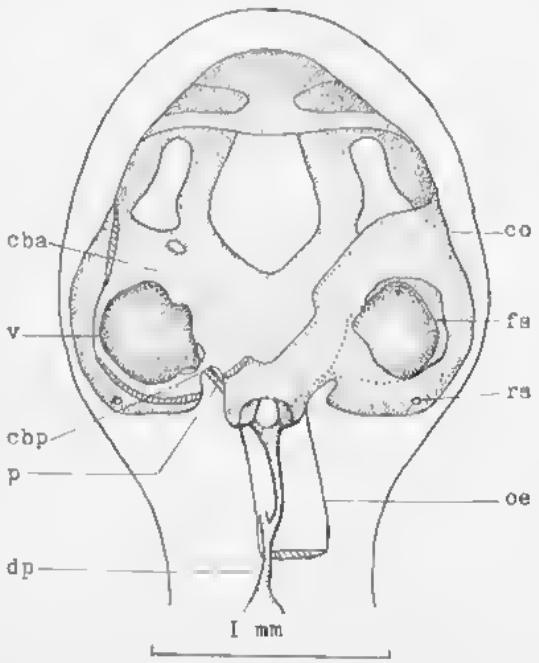


FIG. 12. — Vue dorsale du chondrocrâne de *Mormyrus rume* et des annexes intracapsulaires de la vessie gazeuse au stade de 10 mm. Le toit de la capsule otique gauche a été réséqué pour montrer la disposition de la vésicule (d'après DAGET et D'AUBENTON, 1960) ; cba, cbp, commissures basicapsulaires antérieure et postérieure ; co, capsule otique ; dp, *ductus pneumaticus* ; fs, fenêtre supracapsulaire ; os, œsophage ; p, pédoncule reliant la vésicule intracapsulaire à la vessie gazeuse ; rs, orifice de sortie dorsal du *Ramus supratemporalis* ; v, vésicule intracapsulaire. A noter que la fenêtre supracapsulaire est juste au-dessus et à peu près de la même dimension que la vésicule.

canal existe sur le chondrocrâne de *Mormyrus rume* au stade de 10 mm (DAGET et D'AUBENTON, 1960), sur celui d'*Ameiurus nebulosus* au stade de 10 mm (KINDRED, 1919), d'*Anguilla vulgaris* au stade de 31 mm (NORMAN, 1926), etc. Ce canal est connu sur le neurocrâne de beaucoup d'Actinoptérygiens primitifs fossiles sous le nom de canal spiraculaire.

La capsule otique n'a pas de paroi médiane ; sa cavité communique largement avec le *cavum cranii* et n'en constitue pour ainsi dire qu'une annexe latérale. Le nerf acoustique (VIII) n'a donc pas à traverser la paroi cranienne pour atteindre les organes sensoriels du labyrinthe membraneux : il n'y

Source : MNHN, Paris

à pas de *foramen acusticum* chez les Téléostéens. Mais les canaux semi-circulaires sont généralement logés dans des cavités en gouttière limitées par des septes cartilagineux qui se développent sur la paroi interne de la capsule otique. On distingue trois septes dits antérieur, postérieur et latéral selon le canal auquel chacun correspond. Ces septes entourent parfois complètement les canaux qui se trouvent alors logés dans l'épaisseur de la paroi de la capsule otique.

Il résulte en outre de l'absence de paroi médiane que le nerf glossopharyngien des Téléostéens passe d'abord directement dans la cavité du labyrinthe et que son orifice de sortie du crâne est en réalité percé dans la base de la capsule otique. Chez *Morarycus rume*, le *Ramus supratemporalis* du glossopharyngien, qui va innerver les derniers neuromastes de la série infraorbitaire, se détache de la branche nerveuse principale à l'intérieur même du labyrinthe et sort de la capsule otique par un orifice particulier. Il pénètre de nouveau dans la paroi postérieure de la capsule et sort finalement du chondrocrâne sur le dessus de celui-ci en arrière de la fenêtre supracapsulaire (Daget et d'Aubenton, 1960). Un *foramen* pour le *Ramus supratemporalis* existe en situation homologue chez des Actinoptérygiens moins évolués que les Téléostéens comme *Amia* et le genre fossile *Boreosomus*.

Dorsalement les deux capsules otiques droite et gauche sont généralement réunies par un pont cartilagineux, le *tectum synoticum*, élément important de la voûte du chondrocrâne qui sera étudiée plus loin.

La morphologie des capsules otiques telle qu'elle vient d'être décrite se trouve parfois modifiée lorsque des relations s'établissent entre le labyrinthe membraneux et la vessie gazeuse ou entre les espaces périlymphatiques et certains organes extérieurs au crâne. Chez les *Mormyroidei*, la vessie gazeuse envoie un diverticule pair qui pénètre à l'intérieur du labyrinthe, se loge entre les canaux semi-circulaires et s'y renfle en une vésicule. Chez *Mormyrus rume*, au stade de 10 mm cette vésicule relativement volumineuse distend le labyrinthe et se trouve située juste au-dessous de la fenêtre supracapsulaire. Elle est reliée au *ductus pneumaticus* par un cordon qui passe à l extrémité caudale de la fenêtre basicapsulaire limitée par une commissure basicapsulaire antérieure large et une commissure basicapsulaire postérieure très étroite. La branche principale du glossopharyngien passe également par cette fenêtre, mais vers l'extrémité antérieure (Daget et d'Aubenton, 1960). La vésicule intracapsulaire perd ultérieurement toute relation avec la vessie gazeuse, mais subsiste encore bien développée et entièrement close chez l adulte.

La vessie gazeuse de beaucoup de Clupéiformes envoie également un diverticule à l intérieur de la capsule otique comme chez les *Mormyroidei*. Chez *Clupea harengus* au stade de 15 mm, il existe une fenêtre basicapsulaire antérieure limitée par une commissure basicapsulaire antérieure et une commissure basivestibulaire, la commissure basicapsulaire postérieure faisant défaut. Le diverticule vésical pénètre dans la capsule otique par cette fenêtre basicapsulaire antérieure et se renfle en une vésicule dite prootique logée dans une dépression de la face interne de la commissure basicapsulaire

Source : MNHN, Paris

antérieure particulièrement massive. Au stade de 20 mm, le cartilage entoure complétement la vésicule prootique ne laissant libre que deux passages : l'un ouvert sur l intérieur de la capsule otique permet à un diverticule de la cavité périlymphatique de venir au contact de la vésicule prootique, l'autre forme un tunnel dans le plancher du chondrocrâne, dirigé vers l'arrière et vers le bas, pour le passage du diverticule vésical. Au stade de 25 mm, la vésicule prootique devenue volumineuse a repoussé vers l'arrière les autres organes de sorte que la capsule otique se développe latéralement à la région occipitale. La lissure métotique est de ce fait transformée en un canal limité du côté médian par l'arc occipital cartilagineux et du côté latéral par la paroi médiane de la capsule otique qui reste membraneuse à ce niveau. Le glossopharyngien et le vague passent dans ce canal séparé seulement de la cavité du labyrinthe par une membrane (De Beer, 1937).

Chez les *Hyodontidae*, les *Notopteridae*, certains *Holocentridae* et quelques autres Téléostéens, des diverticules de la vessie gazeuse se dirigent aussi vers les capsules otiques mais sans y pénétrer ; ils s'appliquent contre la paroi externe qui ne se chondrifie pas et reste membraneuse à l endroit où le contact s établit.

Outre les particularités signalées précédemment, le déportement vers l'arrière de la capsule otique de *Clupea harengus* provoque aussi l'apparition d une lacune dans la paroi de la capsule, sous l'ampoule du canal semi-circulaire antérieur. Par cette lacune un diverticule de l'espace périlymphatique entre en contact avec les canaux du système latéral. Enfin chez les Téléostéens ostariophysaires la cavité périlymphatique envoie vers l arrière deux évaginations symétriques dites *atria sinus imparis*. Mais ces évaginations, qui entreront en relation avec les osselets de Weber, sont situées sous la moelle épinière et leur existence n'affecte pas la morphologie du chondrocrâne.

D. Région orbito-temporale

La région orbito-temporale du chondrocrâne est située entre les capsules nasales et les capsules otiques. Elle soutient et protège la partie antérieure de l encéphale et les yeux. La voûte du crâne, qui présente une grande variabilité chez les Téléostéens, sera d'abord examinée. Elle peut être entièrement cartilagineuse comme chez *Cyclopterus*, entièrement membraneuse comme chez *Syngnathus* ou formée de travées cartilagineuses longitudinales et transversales limitant entre elles des fontanelles obturées par des membranes conjonctives en parfaite continuité avec le périchondre voisin.

Les centres de chondrification à partir desquels s édifie la voûte crânienne sont toujours pairs et au nombre maximum de trois : le cartilage préorbitaire à la limite entre la région ethmoïdienne et la région orbitaire, le cartilage supraorbitaire au milieu de l orbite ou au niveau de l épiphyse et le cartilage postorbitaire à la limite entre la région orbitaire et la capsule otique.

Le cartilage supraorbitaire est le plus constant des trois. Il est bien individualisé chez *Salmo fario* au stade de 11,2 mm (De Beer, 1937), chez

Source : MNHN, Paris

Leuciscus rutilus au stade de 6,1 mm (Hubendick, 1942), chez *Heterotis niloticus* au stade de 10,5 mm (Daget et d'Aubenton, 1957), chez *Hepsetus odoe* au stade de 9 mm (Bertmar, 1959), etc. Cependant il a totalement disparu de l'ontogenèse chez *Mastacembelus armatus* (Bhargava, 1958) et *Syngnathus fuscus* (Kindred, 1921). Le cartilage supraorbitaire s'accroît vers l'avant et vers l'arrière de façon à former une bande longitudinale, dite *taenia marginalis*, qui réunit dorsolatéralement la capsule otique à la région ethmoïdienne. Les deux cartilages supraorbitaires peuvent être réunis l'un à l'autre par un pont épiphysaire. On appelle alors *taenia marginalis anterior* la partie de la *taenia marginalis* située en avant du pont épiphysaire et *taenia marginalis posterior* la partie située en arrière.

Le cartilage préorbitaire n'est individualisé, c'est-à-dire qu'il ne lui correspond un centre de chondrification distinct, que dans de rares cas comme ceux de *Hepsetus* et *Esox* signalés plus haut. Il est le plus souvent incorporé à la partie antérieure de la *taenia marginalis anterior* qui se bifurque à son extrémité pour former les commissures sphénoseptale et sphénethmoïdienne comme chez *Salmo fario* (De Beer, 1937) ou bien il est incorporé à la région ethmoïdienne et n'en constitue qu'une apophyse qui se développe latéralement vers l'arrière comme chez *Mastacembelus armatus* (Bhargava, 1958).

De même le cartilage postorbitaire n'est individualisé qu'assez rarement. On l'a signalé chez *Esox lucius* (Hammarbergh, 1937) et *Hepsetus odoe* où il est représenté au stade de 9 mm par un centre de chondrification distinct situé dans la partie antérieure de l'apophyse postorbitaire à l'endroit où l'ébauche de la *taenia marginalis posterior* rejoint la capsule otique (Bertmar, 1959). En général le cartilage postorbitaire n'est pas distinct de l'apophyse de même nom qui s'avance parfois très loin vers l'avant comme chez *Mastacembelus armatus* (Bhargava, 1958). Les cartilages postorbitaires peuvent être réunis l'un à l'autre par un *tectum transversum* mais cette partie de la voûte cranienne est rarement chondrifiée.

Enfin il apparaît parfois sur le bord postérieur du pont paraphysaire et du pont épiphysaire une apophyse médiane qui s'accroît en direction caudale en formant une bandelette longitudinale médiane appelée dans le premier cas *taenia tecti medialis anterior* et dans le second cas *taenia tecti medialis posterior*. La voûte du chondrocrâne comporte donc soit une fontanelle supracraniale unique, soit deux fontanelles, dites prépinéale et postpinéale, séparées par le pont épiphysaire et qui peuvent à leur tour être recoupées en deux moitiés, droite et gauche, par la *taenia tecti medialis*. Ces fontanelles peuvent également se fermer par croissance centripète du cartilage qui les délimite.

Finalement les divers types de voûte rencontrés chez les Téléostéens se ramènent à six principaux :

a) Type entièrement membraneux. Aucun des centres de chondrification de la région orbito-temporale n'apparaît. Ce type se rencontre chez *Syngnathus fuscus* au stade de 45 mm ; la voûte du chondrocrâne ne comprend comme éléments cartilagineux que le *tectum synoticum* dans la région otique

Source : MNHN, Paris

et les commissures sphénoseptales dans la région ethmoïdienne (KINDRED, 1921).

b) Type à une seule fontanelle. Les *taenia marginalis* existent mais le pont épiphysaire manque. Chez *Anguilla vulgaris* au stade de 31 mm, les *taenia marginalis* sont complètes et une grande fontanelle supracranienne s'étend de la région ethmoïdienne au *tectum synoticum* (NORMAN, 1926). Chez *Mastacembelus armatus*, les cartilages supraorbitaires ayant disparu, il se développe un cartilage préorbitaire et un cartilage postorbitaire qui s'accroissent en direction l'un de l'autre mais n'arrivent à se rejoindre pour former une *taenia marginalis* continue à aucun stade de développement (BHARGAVA, 1958).

c) Type à fontanelles prépinéale et postpinéale. Les *taenia marginalis* sont complètes et réunies par un pont épiphysaire. Ce type est réalisé soit comme stade définitif chez *Leuciscus rutilus* à 11 mm (HUBRECHT, 1912), *Ameiurus nebulosus* à 32 mm (KINDRED, 1919), *Dislichodus brevipinnis* à 15 mm (DAGET, 1959), *Hepsetus odoe* à 12,6 mm (BERTMAR, 1959), etc, soit comme stade transitoire chez *Salmo fario* à 16,5 mm (DE BEER, 1937), *Heterotis niloticus* à 13 mm (DAGET et D'AUBENTON, 1957) etc...

d) Type à *taenia medialis posterior*. Celle-ci se développe en direction caudale et atteint ou non le *tectum synoticum*. Il n'y a pas de *taenia medialis anterior*. Une voûte cranienne de ce type se trouve réalisée chez *Exocoetus* (LASDIN, 1913) et *Gadus merlangus* (DE BEER, 1937). Chez les *Salmonidae*, la fontanelle prépinéale tend à se fermer. Chez *Salmo salar* elle disparaît assez tôt, principalement du fait de la croissance du bord antérieur du pont épiphysaire ; l'accroissement du bord postérieur comble une partie seulement de la fontanelle postpinéale, jusqu'au niveau des capsules otiques, le reste étant divisé longitudinalement par la *taenia medialis posterior* qui se développe tardivement et se soude au *tectum synoticum* (BÖKER, 1913). La voûte cranienne de *Coregonus lavaretus* est identique (BERG, 1955). Chez *Sebastes marinus* au contraire les *taenia marginalis* se résorbent entre le pont épiphysaire et la région ethmoïdienne ; au stade de 25 mm le pont épiphysaire est seulement relié à la région otique par les *taenia marginalis posterior* et la *taenia medialis posterior* (MACKINTOSH, 1923). Un type de voûte analogue a été décrit chez *Ophicephalus punctatus*, mais la *taenia medialis posterior* reste rudimentaire (SRINIVASACHAR, 1953). Chez *Gasterosteus aculeatus* au stade de 9 mm, le pont épiphysaire, qui se développe très tôt, est réuni à la région ethmoïdienne par des *taenia marginalis anterior*. A aucun stade il n'apparaît de *taenia marginalis posterior*. Au stade de 25 mm, les *taenia marginalis anterior* se sont résorbées et le pont épiphysaire est relié au *tectum synoticum* par une *taenia medialis posterior* (SWINNERTON, 1902).

e) Type à quatre fontanelles. La *taenia medialis anterior* et la *taenia medialis posterior* sont toutes deux présentes. Ce type est réalisé comme stade définitif chez *Heterotis niloticus* à 33 mm (DAGET et D'AUBENTON, 1957), *Mormyrus rume* à 26,5 mm (DAGET et D'AUBENTON, 1960) et comme stade transitoire chez *Cyclopterus lumpus* à 38 mm (UHLMANN, 1921). Chez *Gymnarchus niloticus*, la *taenia medialis posterior* n'atteint pas tout à fait le *tectum synoticum* (ASSHETON, 1907).

Source : MNHN, Paris

f) Type entièrement cartilagineux. Une voûte crânienne de ce type se rencontre chez *Cyclopterus lumpus* dont les quatre fontanelles finissent par se combler entièrement (Ulmann, 1921) et chez certains *Salmonidae* comme *Oncorhynchus gorbuscha* dont les deux fontanelles postpinéales se ferment également chez l'adulte (Tchernavin, 1918).

Certains éléments cartilagineux de la voûte crânienne subissent parfois des résorptions au cours de l'ontogenèse. Il a été signalé plus haut que les

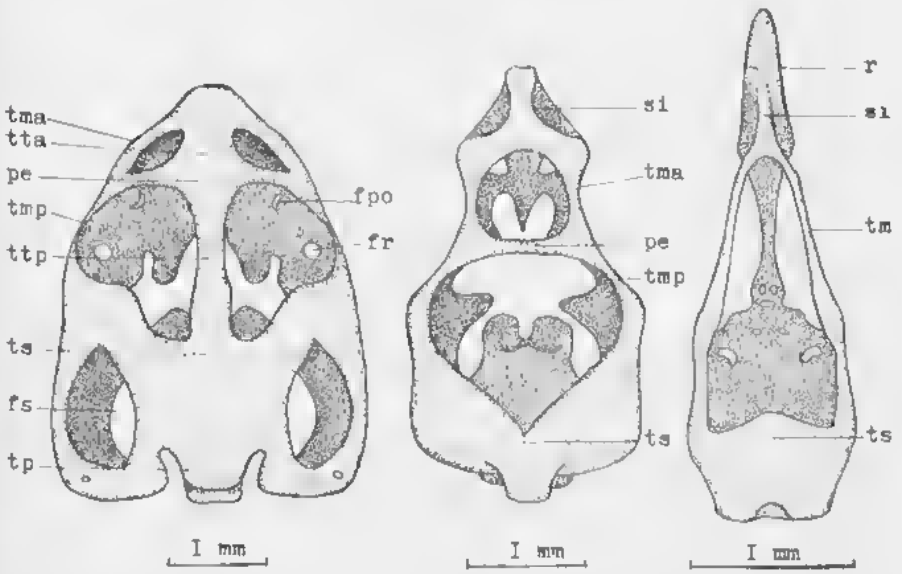


Fig. 13. — Trois types de voûte du chondrocrâne. A gauche, type à quatre fontanelles *Mormyrus rume* au stade de 21,5 mm (d'après Daget et d'Aubenton, 1960). Au centre, type à deux fontanelles, *Distichodus brevipinnis* au stade de 15 mm (d'après Daget, 1959). A droite, type à une fontanelle, *Anguilla vulgaris* au stade de 31 mm (d'après Norman, 1926) ; fpo, fontanelle préoptique ; fr, fontanelle de résorption du cartilage ; fs, fenêtre supracapsulaire ; pe, pont épiphysaire ; r, rostre ; si, seple internasal ; tm, *taenia marginalis* ; tma, tmp, *taenia marginalis anterior et posterior* ; tp, *tectum posterius* ; ts, *tectum synoticum* ; tta, ttp, *taenia medialis anterior et posterior*. Chez *Mormyrus* et *Distichodus* la voûte du chondrocrâne n'atteint son complet développement qu'après le début de la résorption des barres trabéculaires.

taenia marginalis anterior de *Gasterosteus aculeatus* et de *Sebastes marinus* disparaissent avant le stade de 25 mm. Les *taenia marginalis* de *Mastacembelus arnaldi*, discontinues mais développées au maximum au stade de 9,7 mm, sont presque totalement résorbées au stade de 21,6 mm (Bhargava, 1958). Chez *Anguilla vulgaris* les *taenia marginalis* régressent et disparaissent au cours de la métamorphose (Norman, 1926). Chez *Solea variegata* et *Pleuronectes platessa*, la *taenia marginalis* gauche, du côté de la future face nadirale aveugle, disparaît peu après s'être formée et alors que le crâne est encore symétrique. C'est là d'ailleurs la première manifestation de la

Source : MNHN, Paris

dissymétrie, précédé à la version dextre et à la migration de l'œil qui, abstraction faite des individus exceptionnellement inversés, caractérisent la famille des *Soleidae* et celle des *Pleuronectidae*. La *taenia marginalis* droite, du côté de la face zénithale ocellée se résorbe plus tard (Williams, 1902 ; Berrill, 1925).

Ces régressions des *taenia marginalis* présentent un parallélisme certain avec celles des barres trabéculaires ; dans les deux cas la déficience du chondrocrâne qui en résulte étant suppléée par des ossifications de membrane, parasphénoïde ou frontaux. Par ailleurs à l'intérieur de la membrane qui obture les fontanelles de *Leuciscus rutilus* ont été signalées des ébauches de chondrification qui régressent ensuite (Huxenbeck, 1912) et qui rappellent peut-être une condition ancestrale où le cartilage était plus développé qu'il ne l'est actuellement.

La voûte du chondrocrâne peut passer successivement par plusieurs des types qui ont été définis plus haut. Aux premiers stades elle est d'abord entièrement membraneuse ; puis les *taenia marginalis* et le pont épiphysaire apparaissent. Les *taenia medialis* se forment plus tard et les types entièrement cartilagineux, d'ailleurs exceptionnels ne s'observent qu'à des stades très tardifs. Chez *Cyclopterus lumpus* par exemple les quatre fontanelles sont encore ouvertes à 56 mm. Les voûtes les plus simples à l'état définitif peuvent donc être considérées comme résultant d'arrêts de croissance du cartilage et de conservation au stade adulte de caractères embryonnaires ou juvéniles chez d'autres formes.

L'évolution de la voûte crânienne des Téléostéens s'est faite dans le sens d'un allégement de plus en plus prononcé, le cartilage régressant et les fontanelles gagnant en étendue. Les Actinoptérygiens moins évolués que les Téléostéens ont une voûte crânienne toujours bien chondrifiée. Chez *Amia* le *tectum cranii* est entièrement cartilagineux et chez *Lepisosteus* il ne subsiste que deux petites fontanelles postpinéales. En ce qui concerne les formes fossiles dont le neurocrâne est connu, la voûte crânienne est décrite comme une ossification de cartilage soit continue soit percée d'une fontanelle de grandeur variable. Il est à noter que cette fontanelle étant médiane implique l'absence de *taenia medialis*. Ce dernier élément serait donc caractéristique des Téléostéens et de certains Holostéens.

Au début de la chondrification de la région orbitaire, il existe latéralement une vaste fenêtre sphénoïdienne entre la région ethmoïdienne et la capsule otique d'une part, la barre trabéculaire et la *taenia marginalis* d'autre part. Les nerfs crâniens, depuis le nerf olfactif jusqu'au nerf facial, sortent du crâne par cette fenêtre qu'obture une simple membrane. Chez certains Téléostéens la chondrification s'arrête à ce stade. Chez d'autres elle continue à se développer et des travées cartilagineuses unissent entre elles la *taenia marginalis* et la barre trabéculaire, ce qui a pour effet de réduire l'étendue de la fenêtre sphénoïdienne primitive. La plus importante de ces travées est la racine préoptique située entre le *foramen olfactorium evehens* et le *foramen opticum*.

Lorsque le crâne est platytrabique et que la cavité crânienne s'étend depuis la voûte du crâne jusqu'au niveau des barres trabéculaires, les deux

Source : MNHN, Paris

racines préoptiques droite et gauche sont distinctes. Par contre, lorsque le crâne est tropitrabique et que la cavité crânienne n'occupe que la partie supérieure de l'espace compris entre la voûte du crâne et la *trabecula communis*, les deux racines préoptiques s'appliquent l'une contre l'autre et se fusionnent de façon à former un septe interorbitaire médian cartilagineux. Ce septe s'élève sur le dessus de la *trabecula communis* jusqu au plancher du *cavum cranii*.

La racine préoptique, lorsqu'elle existe, se développe en général tardivement à partir de la *taenia marginalis* et sa base va se souder à la barre trabéculaire. Il en résulte que la partie la plus antérieure de la fenêtre sphénoïdienne primitive subsiste parfois un certain temps sous forme d'une petite fontanelle préoptique que la croissance du cartilage finit par combler. Une fontanelle préoptique ayant cette origine a été décrite dans la paroi latérale du chondrocrâne de *Mormyrus rume* (Daget et d'Aubenton, 1960). Il en existe également une chez *Ameiurus nebulosus* au stade de 10 mm (Kindred, 1919).

En principe, les racines préoptiques se soudent vers l'avant soit au septe internasal, soit aux lames orbitonasales. Mais la structure morphologique du chondrocrâne à l'endroit où les régions ethmoïdienne et orbito-temporale se raccordent est plus ou moins compliquée par la présence éventuelle de myodomes antérieurs, c'est-à-dire de cavités où s'insèrent les muscles obliques de l'œil. Ces muscles apparaissent très tôt, avant le cartilage et ce dernier en se développant se moule nécessairement sur eux. Ontogénétiquement les myodomes antérieurs sont des espaces extracraniens où la croissance du cartilage a été inhibée par la présence de muscles et non des cavités creusées par les muscles dans le cartilage.

Lorsque les muscles obliques sont courts et que leur point d'insertion est rapproché du globe oculaire, il n'y a pas de myodome antérieur. Ce cas est fréquent aussi bien chez des formes à crâne tropitrabique que chez des formes à crâne platytrabique. Chez *Anguilla vulgaris* au stade de 31 mm, les muscles obliques s'insèrent sur le bord postérieur du septe internasal (Norman, 1926) ; chez *Ameiurus nebulosus* au stade de 10 mm, ils s'insèrent sur le bord latéral de la plaque ethmoïdienne (Kindred, 1919).

Chez *Nannocharax fasciatus* les muscles obliques sont de longueur inégale. Les inférieurs courts s'insèrent sur le dessus de l'extrémité postérieure de la plaque ethmoïdienne, en arrière du point où le nerf olfactif sort de la cavité crânienne. Les supérieurs s insèrent beaucoup plus en avant sur une simple membrane sagittale qui sépare en deux une cavité médiane ménagée dans l'épaisseur du septe internasal. *Nannocharax fasciatus* possède donc un myodome antérieur impair réduit à un compartiment dorsal (Daget, 1961).

Chez *Paradistichodus dimidiatus* les muscles obliques inférieurs et supérieurs sont de longueur égale. Tous quatre pénètrent dans une cavité médiane ménagée dans l'épaisseur du septe internasal et s'insèrent à peu près au même point. Le myodome antérieur est impair et comprend un compartiment dorsal et un compartiment ventral (Daget, 1958). *Salmo* présente une disposition analogue. Les muscles obliques inférieur et supérieur s'engagent

Source : MNHN, Paris

de chaque côté dans un canal entouré par le cartilage du septe internasal, les extrémités rostrales des deux canaux droit et gauche étant confluents (De Beer, 1937). Naturellement lorsqu'il existe un *canum orbitonasale*, comme c'est le cas chez *Salmo* et *Paralistichodus*, les cavités myodomiques proprement dites partent de ce *canum* qui n'est lui-même qu'une prolongation antérieure de l'orbite. Chez *Cyclopterus lumpus* les insertions des muscles obliques sont, de chaque côté, entourées par le cartilage du septe internasal, en arrière des lames orbitonasales ; mais les deux cavités droite et gauche ne sont pas confluentes comme chez *Salmo*. Le myodome antérieur est pair (Ullmann, 1921).

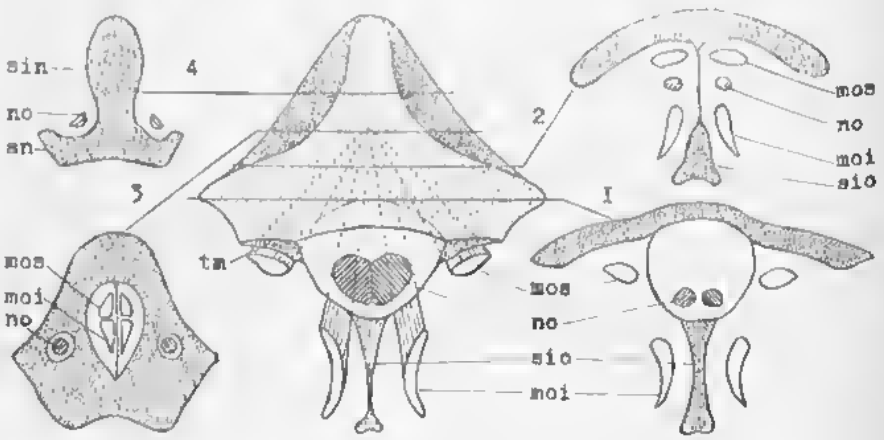


Fig. 11. — Myodomes antérieurs de *Paralistichodus dimidiatus* à 30 mm (d'après Daget, 1958) ; au centre, coupe transversale au niveau de la partie antérieure de l'orbite et une cavalière vers l'avant ; 1, 2, 3, 4, coupes transversales équidistantes ; le nerf olfactif sort du *canum cranii* entre 1 et 2, le *foramen olfactorium advehens* se trouve entre 2 et 3 ; cartilages pourvus ; mi, mos, muscles obliques inférieur et supérieur ; no, lobe et nerf olfactif ; sta, septe internasal ; sio, septe interorbitaire ; sn, *solum nasi* ; tm, *taenia marginalis*.

En arrière de la racine préoptique, la chondrification de la paroi latérale du crâne est très déficiente chez les Téléostéens. Tous les nerfs craniens, depuis le nerf optique jusqu'au nerf facial passent par la fenêtre sphénoïdienne. Cette absence de formation cartilagineuse serait due au développement des muscles droits de l'œil et constituerait un caractère primitif des Téléostéens. Lorsque les muscles droits ont secondairement regressé et perdu de leur importance, par exemple si le crâne est devenu platytrabique, des travées cartilagineuses de néoformation peuvent apparaître entre *taenia marginalis* et barre trabéculaire, en avant du trijumeau.

On appelle *pila lateralis* une travée cartilagineuse qui se développe vers le bas à partir de la région postérieure de la *taenia marginalis*, en arrière des nerfs optique, oculomoteur et trochléaire et en avant des nerfs trijumeau et facial, y compris leurs branches ophtalmiques. Une *pila lateralis* typique

Source : MNHN, Paris

s'ébauche chez *Amia calva* au stade de 31,5 mm. Son extrémité ventrale se soude ultérieurement à la partie latéro-postérieure de la barre trabéculaire, latéralement à la veine jugulaire. Puis sa base supérieure entoure chacun des deux nerfs ophtalmiques superficiels qui sortent par conséquent du chondrocrâne par des orifices distincts (Pehrson, 1922). Chez *Mastacembelus armatus* au stade de 21,6 mm, une apophyse de la *taenia marginalis posterior*, dirigée vers le bas et vers l'arrière mais n'atteignant pas la barre trabéculaire déjà fortement régressée, a été décrite comme une *pila lateralis* rudimentaire, rappelant celle d'*Amia* au premier stade de développement ; cette apophyse est en effet située devant les nerfs ophtalmiques superficiels (Bhargava, 1958).

Parfois des orifices entièrement entourés de cartilage se forment pour le nerf trochléaire et les branches ophtalmiques superficielles du trijumeau et du facial, comme chez *Auchenurus nebulosus* au stade de 10 mm (Kindred, 1919) et *Mormyrus rume* au stade de 13 mm (Daget et d'Aubenton, 1960). Ces orifices sont en réalité formés par le bord ventral de la *taenia marginalis* et il n'apparaît aucune ébauche de *pila lateralis*.

Par contre la paroi latérale du chondrocrâne de *Gymnarchus niloticus* s'est reconstituée presque complètement ; en effet la croissance du cartilage finit par combler la fenêtre sphénoïdienne et il ne subsiste qu'un *foramen opticum*, un *foramen* commun aux nerfs oculomoteur et trochléaire et le *foramen prooticum* par lequel sortent du crâne le trijumeau et le facial y compris leurs branches ophtalmiques superficielles. La paroi latérale cartilagineuse en arrière du nerf optique est appelée dans ce cas *pila antotica secundaria* afin d'indiquer qu'il s'agit d'une néoformation non homologue de la *pila antotica* vraie que l'on trouve chez certains Vertébrés (Omarkhan, 1918).

Une commissure préfaciale séparant le nerf trijumeau du facial et médiane par rapport à la veine jugulaire et à l'artère orbitaire, manque toujours chez les Téléostéens. Par contre, il existe au même niveau mais latéralement à la veine et à l'artère, une commissure latérale qui limite vers l'extérieur la cavité dite chambre trigémino-faciale.

La commissure latérale se développe chez *Hepsetus odoe* à partir d'un blastème prootique qui, au stade de 8 mm, relie le cartilage otique antérieur à la partie antérieure de la lame basiotique, en passant entre le nerf trijumeau d'une part, le *Ramus palatinus* et le *Truncus hyoideomandibularis* du facial d'autre part. Au stade de 12,6 mm la commissure latérale s'est chondrifiée mais le blastème prépalatin s'est apparemment résorbé et la commissure cartilagineuse passe derrière le *Ramus palatinus* (Bertman, 1959). Le mode de développement paraît être le même chez *Leuciscus rutilus* (Hubendick, 1912) et *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton, 1902).

Chez *Salmo*, la chondrification procéderait d'une part du cartilage otique en formant une apophyse prootique et d'autre part de la lame basiotique en formant une apophyse postpalatine. Ces deux apophyses en se réunissant forment la commissure latérale proprement dite. Celle-ci est typiquement développée chez *Salmo fario* au stade de 14,2 mm et le *Ramus palatinus* passe alors en avant de la commissure latérale, à l'extérieur de la barre

Source : MNHN, Paris

trabéculaire. Plus tardivement, une troisième apophyse cartilagineuse, provenant de la partie la plus postérieure de la barre trabéculaire, forme une commissure prépalatine et limite avec la commissure latérale proprement dite un *foramen palatinum* (De Beer, 1917). Un *foramen palatinum* existe également chez *Anguilla vulgaris* au stade de 11 mm (Norman, 1926) mais manque chez beaucoup de Téléostéens soit que la commissure prépalatine ne dépasse pas le stade blastème comme chez *Hippocampus vulgaris* et se résorbe précocement, soit qu'elle ait complétement disparu de l'ontogenèse.

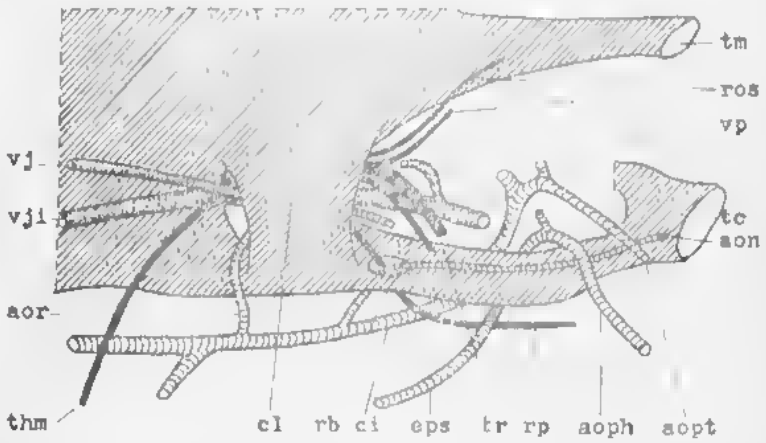


Fig. 15. — Schéma de la disposition des veines, des artères et des branches nerveuses du trijumeau et du facial par rapport à la commissure latérale sur le chondrocrâne de *Salmo* (d'après Goodrich, 1930) ; aon, artère orbitonasale ; aor, artère orbitaire ; aopt, artère optique ; aoph, artère ophtalmique ; eps, efférente pseudobranchiale ; cl, carotide interne ; cl, commissure latérale ; rb, *Ramus buccalis* (VII) ; ros, *Ramus ophthalmicus* (V + VII) ; rp, *Ramus palatinus* (VII) ; tc, *trabecula communis* ; thm, *Truncus hyoidemandibularis* ; tm, *taenia marginalis* ; tr, nerf trijumeau (V) ; vj, veine jugulaire ; vji, veine jugulaire interne ; vp, veine pituitaire.

Pour Holmgren (1943), la commissure latérale proviendrait d'une ébauche d'origine viscérale secondairement incorporée au neurocrâne et qui représenterait l'élément supraparyngien de l'arc hyoïde. L'élément infraparyngien correspondant aurait disparu chez les Téléostéens, à moins qu'il n'ait donné la commissure prépalatine lorsque celle-ci existe. On rapprochera cette interprétation de celle qui a été proposée pour la lame orbitonasale. La cavité trigémino-faciale limitée latéralement par la commissure latérale et médianement par la dure-mère, puisque la paroi crânienne ne se chondrifie pas à ce niveau, serait donc en partie extracrânienne. Sa structure est particulièrement simple dans le cas des Téléostéens. On peut y distinguer deux régions d'ailleurs confluentes : la *pars jugularis* occupée par la veine jugulaire et la *pars ganglionaris* occupée par le ganglion de Gasser ou trigéminé et le ganglion géniculé ou facial. Chez les Vertébrés

Source : MNHN, Paris

les plus primitifs, la *pars ganglionaris* devait être comprise entre la dure-mère et la paroi crânienne représentée par la commissure préfaciale ; mais il est possible que chez les ancêtres des Téléostéens les ganglions aient émigré hors du crâne, au moins partiellement, avant la disparition de la commissure préfaciale.

Par l'ouverture antérieure de la chambre trigémino-faciale passent la veine jugulaire, en principe accompagnée par une artère orbitaire, et les diverses branches du trijumeau et du facial à l'exception du *Truncus hyoideomandibularis*. Ce dernier, ainsi que la veine jugulaire et l'artère orbitaire passent par l'ouverture située en arrière de la commissure latérale. Cette ouverture, chez *Exocoetus* au stade de 5 mm, est recoupée en deux par une bandelette cartilagineuse qui sépare le *Truncus hyoideomandibularis* de la veine jugulaire (Lasdin, 1913). Il en est de même chez *Anguilla vulgaris* au stade de 31 mm (Norman, 1926). Chez *Heterotis niloticus* au stade de 13 mm, l'ouverture postérieure de la chambre trigémino-faciale est également recoupée en deux par une mince travée cartilagineuse mais celle-ci sépare le *Truncus hyoideomandibularis* et la veine jugulaire de l'artère afférente pseudobranchiale qui, chez *Heterotis*, passe médianement à la commissure latérale (Daget et d'Aubenton, 1957). Ces formations cartilagineuses se développent après la commissure latérale proprement dite et ne présentent qu'une importance morphologique secondaire.

La commissure latérale manque chez les *Siluroidei*, *Gadus merlangus* (De Beer, 1937), *Cyclopterus lumpus* (Uhlmann, 1921).

Le myodome postérieur est une cavité extracranienne occupée par les muscles droits de l'œil. En fait le supérieur et l'inférieur restent toujours relativement courts mais l'interne et surtout l'externe sont susceptibles de s'allonger de façon telle que leur insertion est parfois reportée jusque sous l'extrémité postérieure de la région occipitale du crâne.

Les divers types de myodome postérieur rencontrés chez les Téléostéens se ramènent à trois principaux :

a) Type rudimentaire ou nul. Les quatre muscles droits sont courts. Ils s'insèrent dans le fond de l'orbite sur le bord latéro-dorsal des barres trabéculaires ou sur la paroi membraneuse du chondrocrâne. Ce cas est celui de nombreux Téléostéens à crâne platytrabique et à globes oculaires de taille réduite comme les *Mormyroidei* qui ne présentent plus trace de myodome postérieur (Omarkhan, 1948 ; Daget et d'Aubenton, 1960). Les *Siluroidei* ont également perdu le myodome comme *Ameiurus nebulosus* (Kindred, 1919) ou n'en possèdent qu'un rudimentaire. Il en est de même chez certaines formes à crâne tropitrabique comme *Gadus morrhua* (Holmgren, 1943) et *Anguilla vulgaris* (Norman, 1926). Chez cette dernière espece, les muscles droits s'insèrent sur la crête longitudinale cartilagineuse qui se développe au-dessus de la partie antérieure de la fenêtre hypophysaire.

b) Type à un seul compartiment. Les muscles droits externes sont plus longs que les autres ; ils passent dorsalement aux trabécules puis pénètrent dans la fosse hypophysaire et dans l'espace subpituitaire et s'allongent plus ou moins sous la plaque basale. Ils restent cependant toujours à l'extérieur de la cavité crânienne c'est-à-dire de la dure-mère. Un tel myodome

Source : MNHN, Paris

existe par exemple chez *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957), *Hrpsetus oloe* (Bertmar, 1959), etc...

c) Type à deux compartiments. Les muscles droits externes et internes sont plus longs que les autres ; les premiers occupent une partie du myodome dite compartiment dorsal alors que les seconds situés au-dessous occupent la partie dite compartiment ventral. Beaucoup de Téléostéens possèdent un myodome postérieur de ce type. Chez *Salmo*, le compartiment dorsal est un tunnel qui se prolonge jusque sous la région occipitale et s'ouvre vers l'arrière ; le compartiment ventral plus court est borgne.

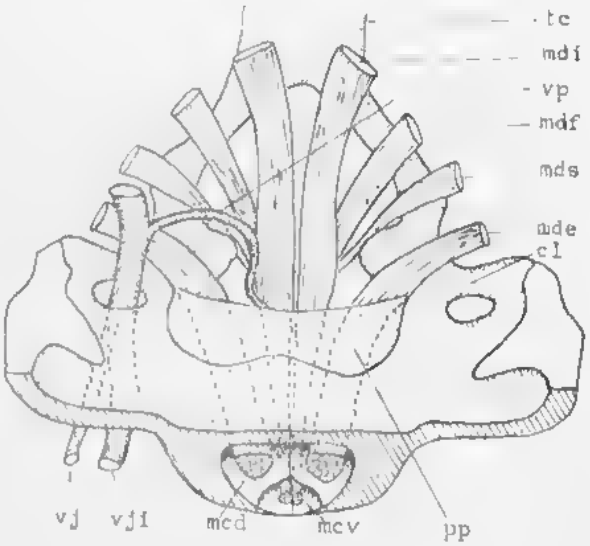


Fig. 16. — Myodome postérieur de *Salmo fario* à 22 mm (d'après Greenwood, 1950) ; coupe transversale au niveau de la capsule otique et vue rovalière vers l'avant ; cl, commissure latérale ; mcd, mcv, myodome postérieur compartiments dorsal et ventral ; mde, mdf, mdi, mds, muscles droits externe, inférieur, interne et supérieur ; pp, point pontique ; tc, *trabecula communis* ; vj, veine jugulaire ; vji, veine jugulaire interne ; vp, veine pituitaire.

On peut en outre distinguer trois parties dans le myodome de *Salmo*. Dans la partie antérieure, les muscles droits externes et internes, venant des orbites, traversent la fenêtre hypophysaire avant de passer sous la face ventrale de la cavité crânienne ; en ce faisant, ils repoussent vers le haut la base du cerveau et le complexe pituitaire. Le plancher de cette partie antérieure du myodome est formé par les barres trabéculaires, le toit par la dure-mère et les parois latérales par les commissures latérales. De chaque côté l'entrée du myodome postérieur est donc confluente avec l'ouverture antérieure de la chambre trigémino-faciale. La partie moyenne du myodome occupe la région la plus postérieure de la fenêtre hypophysaire ; elle n'a pas de plancher ; les extrémités postérieures des barres trabéculaires

Source : MNHN, Paris

et l'extrémité antérieure de la plaque basale en constituent les parois ; le toit est formé au début du développement par la dure-mère attachée aux bords latéraux de la plaque basale ; ce toit se chondrifie ultérieurement en pont prootique. Enfin la partie postérieure du myodome possède un toit et des parois latérales représentés respectivement par la plaque basale et des expansions ventro-latérales de celle-ci. Très tôt d'ailleurs l'ossification du parasphénoïde forme le plancher des parties moyenne et postérieure du myodome.

Au cours de l'ontogenèse de *Salmo salar*, on a reconnu l'existence de trois stades successifs (Holmgren, 1943). Au début du développement, les muscles droits sont encore tous courts et il n'y a pas de myodome. Plus tard, les muscles externes s'étant notablement allongés, le myodome est du type à un compartiment. Enfin les muscles droits internes s'allongent à leur tour et le myodome définitif à deux compartiments se constitue.

En admettant qu'un myodome complet à deux compartiments soit un caractère primitif des Téléostéens adultes, la présence d'un myodome à un seul compartiment et l'absence de myodome résulteraient de la régression des muscles droits internes et externes et de la persistance à l'état adulte de caractères embryonnaires ou juvéniles.

Enfin il convient de noter que la veine pituitaire pénètre normalement dans le myodome postérieur lorsque celui-ci existe. Or cette veine fait défaut chez les *Siluroidei* comme *Ameiurus nebulosus* (De Beer, 1937). Chez les *Mormyroidei* comme *Gymnarchus niloticus* (Omarkhan, 1948) et *Mormyrus rume* (Daget et d'Aubenton, 1960), la veine pituitaire vraie est remplacée par une veine céphalique moyenne particulière. Il en résulte que le platytrabisme du crâne, la réduction des globes oculaires et des muscles de l'œil, la disparition du myodome postérieur et de la veine pituitaire sont, chez les Téléostéens, des caractères secondaires qui semblent en étroite corrélation les uns avec les autres.

E. Région occipitale

La région occipitale du chondrocrâne est située en arrière du nerf vague et elle est d'abord séparée de la capsule otique par la fissure métotique. Chez tous les Téléostéens, une *pila occipitalis* apparaît très tôt comme une excroissance latérale de l'extrémité caudale du paracordal postérieur qui s'accroît vers le haut et s'incline plus ou moins vers l'avant. Bien qu'elle corresponde aux trois segments occipitaux incorporés au paléocrâne, cette ébauche paire ne présente aucune trace de segmentation même au stade mésenchymateux. Le bord antéro-supérieur de la *pila occipitalis* cartilagineuse se soude à la capsule otique en fermant la fissure métotique. Très souvent d'ailleurs la *pila occipitalis* contribue à la formation de la partie dorso-postérieure de la capsule otique. Enfin les deux *pila occipitalis* droite et gauche se soudent l'une et l'autre dorsalement de façon à constituer un *tectum posterius*, au-dessus du rhombencephale. Ce *tectum posterius* est généralement fusionné avec le *tectum synoticum* mais chez *Syngnathus fuscus*

Source : MNHN, Paris

il subsiste une fontanelle entre ces deux éléments postérieurs de la voûte cranienne (KINDRED, 1921).

Chez *Gymnarchus niloticus* au stade de 15 jours, un cartilage supra-occipital a été décrit, derrière le *tectum posterius* et coincé entre les bords dorsaux libres des demi-arcs occipitaux. Il a été suggéré que ce cartilage pouvait représenter un ou plusieurs éléments des arcs occipitaux incorporés

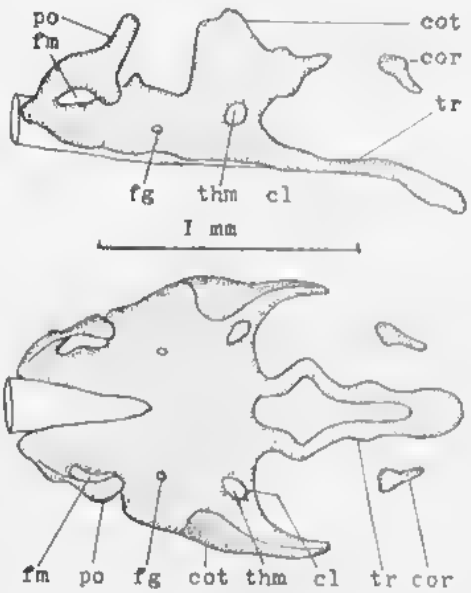


FIG. 17. — Chondrocrâne d'*Heterotis niloticus* au stade de 10,5 mm, vue latérale en haut et vue dorsale en bas (d'après DAGET et D'AUBENTON, 1957) ; cl, commissure latérale ; cor, cartilage supraorbitaire ; cot, capsule otique ; *fg*, *foramen glossopharyngeum* ; fm, fissure métotique ; po, *pila occipitalis* ; thm, ouverture postérieure de la chambre trigémino-faciale par laquelle passe le *Truncus hyoideomandibularis* ; tr, barre trabéculaire.

au paléocrâne (OMARKHAN, 1918). Toutefois, comme un cartilage supra-occipital n'a été signalé chez aucun autre Téléostéens, il est probable qu'il s'agit d'une néoformation propre aux *Gymnarchus* et sans signification phylogénétique.

F. REMARQUES CONCLUSIVES

Morphologiquement la cavité cranienne *sensu stricto* est limitée par la dure-mère. Tout organe quittant le cerveau devient extracranien à partir du moment où il a perforé la dure-mère. Ceci s'applique en particulier aux nerfs craniens et à leurs renflements ganglionnaires. Mais il existe à l'intérieur de la paroi du chondrocrâne, entre celle-ci et la dure-mère, des espaces extracraniens que l'on qualifie d'intramuraux : par exemple le myodome

Source : MNHN, Paris

postérieur, l'espace subpituitaire, la cavité du labyrinthe. On appellera alors extramuraux des espaces secondairement annexés au chondrocrâne tels que la fissure orbitonasale et la *pars jugularis* de la chambre trigémino-faciale qui sont limitées extérieurement par des parois cartilagineuses probablement d'origine viscérale, en tous cas extérieures à la paroi primitive du crâne. Lorsque celle-ci disparaît l'espace extramural se fusionne avec le *cavum cranii* dont il accroît la capacité. Chez les Téléostéens, le cas s'est produit pour la chambre trigémino-faciale qui a perdu sa paroi médiane. L'incorporation secondaire à la cavité intramurale d'espaces originellement extramuraux constitue l'une des caractéristiques essentielles de l'évolution du crâne des Vertébrés (Piveteau, 1951).

Bien que rangés dans les Vertébrés dits inférieurs, les Téléostéens sont les plus évolués des Actinoptérygiens. De ce fait, certains caractères primitifs ont, par un phénomène d'accélération embryogénétique, été reportés à un stade si précoce du développement qu'il est devenu très difficile de les mettre en évidence, parfois même ils ont été expulsés de l'ontogenèse. On notera particulièrement à ce point de vue l'incorporation au neurocrâne d'éléments viscéraux appartenant primitivement aux arcs prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien ainsi que la fusion de plusieurs éléments vertébraux dans la région occipitale. L'interprétation du chondrocrâne est alors en grande partie fondée sur l'étude de formes plus archaïques que les Téléostéens telles que les Sélaciens ou certains Ostéichthyens fossiles.

Malgré une unité évidente de plan, le chondrocrâne des Téléostéens présente de nombreuses variantes ; il ne saurait en être autrement dans un groupe qui comprend plusieurs dizaines de milliers d'espèces dont la diversité morphologique est considérable. Bien que l'origine polyphylétique des Téléostéens soit de plus en plus en faveur auprès des auteurs modernes la plupart des variantes que l'on observe concernent soit des caractères de spécialisation acquis secondairement par des rameaux évolutifs divergents, soit des caractères dus à une régression de la chondrification surtout dans la région orbito-temporale.

Parmi les caractères dus à une spécialisation on citera le développement d'un rostre cartilagineux, la formation d'un *cavum orbitonasale*, l'importance variable des myodomes antérieurs, le platytrabisme accompagné d'une réduction des yeux, des muscles oculaires et du myodome postérieur, etc... La régression de la chondrification constitue une caractéristique essentielle du crâne des Téléostéens. Elle se traduit par la résorption précoce de certaines structures cartilagineuses telles que les barres trabéculaires et les *taenia marginalis* et par l'apparition aux stades tardifs de fontanelles de résorption dans la paroi crânienne, en l'absence de tout processus d'ossification. On interprétera également comme des régressions l'absence de certains centres de chondrification ou de certains éléments cartilagineux et le grand développement des parties membraneuses dans la voûte et les parois latérales du crâne.

Source : MNHN, Paris

II. Splanchnocrâne.

Comme le neurocrâne le splanchnocrâne passe d'abord par un stade mésenchymateux puis cartilagineux qui mérite d'être étudié séparément. C'est en effet à ce stade que l'on retrouve les traces les plus nettes de la constitution primitive des arcs viscéraux et que l'on peut déterminer les homologies des diverses parties de chaque arc.

L'Anatomie comparée a montré que les arcs viscéraux des Vertébrés pouvaient tous être considérés comme dérivés d'un archétype comprenant cinq éléments pairs. Les deux principaux, le dorsal appelé épibranchial et le ventral appelé cératobranchial, étaient situés dans un plan oblique par rapport au plan sagittal de symétrie de la région branchiale, leur point d'articulation étant vers l'arrière et l'extérieur. A l'extrémité inférieure du cératobranchial se trouvait un hypobranchial et à l'extrémité bicipitée de l'épibranchial deux pharyngobranchiaux : un infrapharyngobranchial dirigé horizontalement vers l'avant et s'appuyant sur la partie médioventrale de la capsule otique, et un suprapharyngobranchial dirigé verticalement vers le haut et s'appuyant sur la partie latéroventrale de la capsule otique. Ces éléments pharyngiens assuraient donc la liaison entre le neurocrâne et le splanchnocrâne. Lorsqu'ils ne jouent plus ce rôle, ils ont tendance à régresser. Le cas s'est produit notamment chez les Téléostéens pour les suprapharyngobranchiaux. Ventralement les hypobranchiaux droit et gauche de chaque arc étaient réunis par une pièce médiane impaire dite basibranchial ou copule.

Les arcs branchiaux, en arrière de l'arc hyoïde, sont restés assez proches de cet archétype, même chez les Téléostéens, raison pour laquelle ils seront étudiés en premier. Par contre les arcs prémandibulaire et mandibulaire ont été profondément transformés chez tous les Gnathostomes pour constituer les mâchoires. Il en est de même de l'arc hyoïde des Télostéens qui joue un rôle particulier dans la suspension de la mâchoire et a été modifié en conséquence.

Toutefois les arcs branchiaux constitués selon l'archétype correspondent à des structures adultes fonctionnelles et la division en cinq éléments rigides, articulés entre eux, était nécessaire pour permettre à l'ensemble du splanchnocrâne ossifié de se déformer. Il en va différemment chez les embryons et au stade mésenchymateux, parfois même au début de la chondrification, les arcs sont au contraire continus. La segmentation apparaît au cours du développement au fur et à mesure de l'augmentation de rigidité des arcs et d'amplitude des déformations que l'absorption de nourriture et la respiration imposent au splanchnocrâne.

A. Arcs branchiaux

Au cours de l'ontogenèse les arcs branchiaux se différencient toujours de l'avant vers l'arrière. Les plus postérieurs sont en outre les plus faiblement développés et ceux qui s'écartent le plus, par régression et perte d'éléments,

Source : MNHN, Paris

de l'archétype. Chaque arc branchial apparaît d'abord comme un blastème au contact de l'endoderme pharyngien. Ce blastème peut se segmenter en même temps que les divers éléments de l'arc se chondrifient, comme chez *Hepsetus odoe* (Bertmar, 1959) ou bien la chondrification qui se développe à partir d un ou plusieurs centres peut donner d'abord un arc cartilagineux continu qui se segmente ultérieurement, comme chez *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957). Il s agit là de simples modalités de la formation des arcs embryonnaires qui dépendent d hétérochronies dans les phénomènes de morphogenèse.

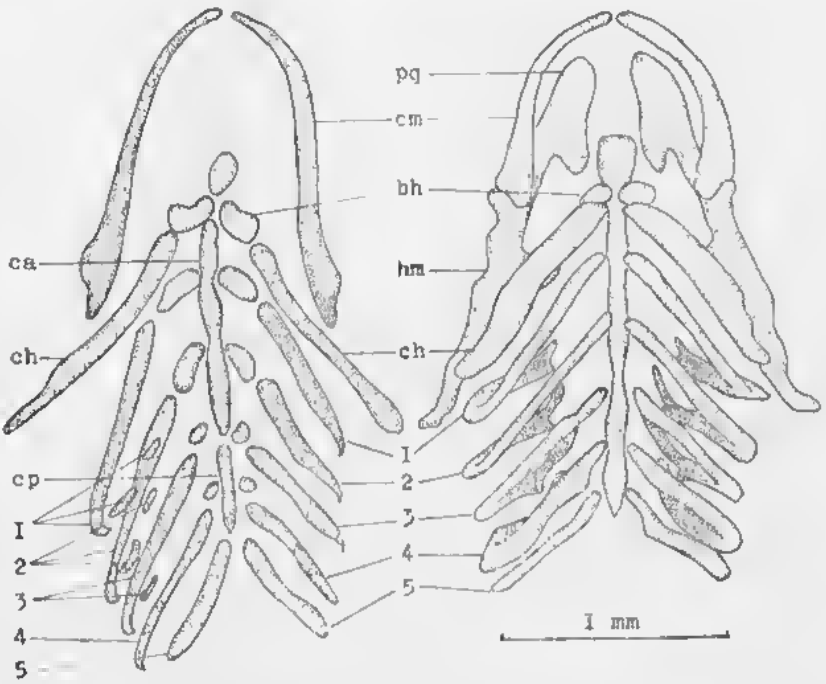


Fig. 18. — Splanchnocrâne de *Salmo fario* au stade de 17,5 mm à gauche, vue dorsale, les épibranchiaux et pharyngobranchiaux n'étant pas représentés du côté droit (d'après De Beer, 1937) et splanchnocrâne d'*Heterotis niloticus* au stade de 13 mm à droite, vue ventrale (d'après Daget et d'Aubenton, 1957). Les éléments cartilagineux des arcs branchiaux sont bien individualisés chez *Salmo* mais ne le sont pas chez *Heterotis* : bh, basihyal ; ca, cp, copules antérieure et postérieure ; ch, cératohyal ; cm, cartilage de Merkel ; hm, hyosymplectique ; pq, palato-carré ; 1, 2, 3, 4, 5, arcs branchiaux.

Chez *Salmo fario*, au stade de 9,6 mm aucun élément cartilagineux n'est encore reconnaissable aux arcs branchiaux. Dès le stade de 10,5 mm les deux premiers cératobranchiaux sont formés et à 10,8 mm le troisième et le quatrième ont fait leur apparition. A 15,5 mm le cinquième cératobranchial est présent de même que les trois premiers épibranchiaux. A 16,5 mm les deux premiers pharyngobranchiaux, les quatre hypobranchiaux, une copule antérieure et une copule postérieure sont apparus. Le quatrième

Source : MNHN, Paris

épibranchial et les pharyngobranchiaux des arcs 3 et 4 se chondrifient un peu plus tard (De Beer, 1937). Le splanchnocrâne cartilagineux de *Salmo* comprend finalement quatre arcs à quatre éléments : hypobranchial, cératobranchial, épibranchial, pharyngobranchial et un cinquième arc réduit au seul cératobranchial. Les basibranchiaux ne sont pas individualisés et il ne se forme que deux copules impaires cartilagineuses, l'antérieure qui correspond aux basibranchiaux des trois premiers arcs et la postérieure qui correspond aux basibranchiaux des deux arcs suivants (Tchernavin, 1938).

Le splanchnocrâne cartilagineux d'*Anguilla vulgaris* diffère peu de celui de *Salmo* sauf en ce qui concerne les basibranchiaux. Au stade de 5 mm, les deux premiers cératobranchiaux, le premier hypobranchial et le premier basibranchial sont formés. Au stade de 11 mm, le deuxième hypobranchial ainsi que les troisième et quatrième cératobranchiaux sont apparus. Au stade de 31 mm les quatre premiers arcs se composent chacun de quatre éléments, le cinquième étant réduit au seul cératobranchial ; en outre existent le premier basibranchial très long, s'étendant jusqu au second hypobranchial, ainsi que les troisième et quatrième basibranchiaux. Le splanchnocrâne cartilagineux n'est complété qu au stade de 45 mm par l'apparition du deuxième basibranchial sous forme d'un nodule indépendant situé au-dessus de l extrémité postérieure du premier basibranchial (Norman, 1926).

Chez *Hepsetus odoe*, dès le stade de 8 mm, quatre éléments sont reconnaissables aux quatre premiers arcs branchiaux ainsi que deux copules, comme chez *Salmo*. Mais le cinquième arc présente une particularité remarquable. Au-dessus du cinquième cératobranchial se trouve un épibranchial procartilagineux. Un peu plus tard, cet élément se sépare du cinquième cératobranchial et au stade de 12,6 mm il s'est chondrifié et s'articule sur l'extrémité supérieure du quatrième cératobranchial, du côté médiopostérieur c est-à-dire du côté médian du quatrième épibranchial (Bertmar, 1959). Ce cinquième épibranchial, qui a été appelé aussi épibranchial accessoire (Daget, 1959) existe, semble-t-il, chez tous les *Characoidei* ; il est particulièrement bien développé chez les genres *Citharidium* et *Citharinus* où il présente une extrémité dorsale bicipitée. Le splanchnocrâne cartilagineux de *Distichodus brevipinnis* au stade de 15 mm ne diffère de celui d *Hepsetus odoe* que par l absence de quatrième hypobranchial individualisé ; l épibranchial accessoire ou cinquième épibranchial est bien caractérisé (Daget, 1959).

Chez *Mastacembelus armatus*, la régression des arcs est un peu plus poussée. Au stade de 7,3 mm les deux premiers cératobranchiaux et une copule antérieure sont apparus. A 7,6 mm le troisième cératobranchial est formé. A 8 mm, le premier arc possède un hypobranchial, un cératobranchial et un épibranchial ; le deuxième et le troisième arc ont chacun quatre éléments, mais le troisième pharyngobranchial est notablement plus développé que le second ; le quatrième arc a un cératobranchial et un épibranchial et le cinquième seulement un cératobranchial ; en outre une copule postérieure s'est formée entre les extrémités ventrales des quatrièmes cératobranchiaux. Un quatrième pharyngobranchial apparaît tardivement

Source : MNHN, Paris

à 12,6 mm (Bhargava, 1958). En définitive, *Mastacembelus armatus* ne possède que deux arcs à quatre éléments, le premier pharyngobranchial et le quatrième hypobranchial ayant disparu, une copule antérieure et une copule postérieure.

Chez *Heterotis niloticus*, du fait que les éléments cartilagineux, apparus à partir d'ébauches et de centres de chondrification distincts, se soudent très vite pour former un arc continu qui ne se segmente que tardivement, il est difficile de savoir exactement quels sont les éléments qui ont disparus.

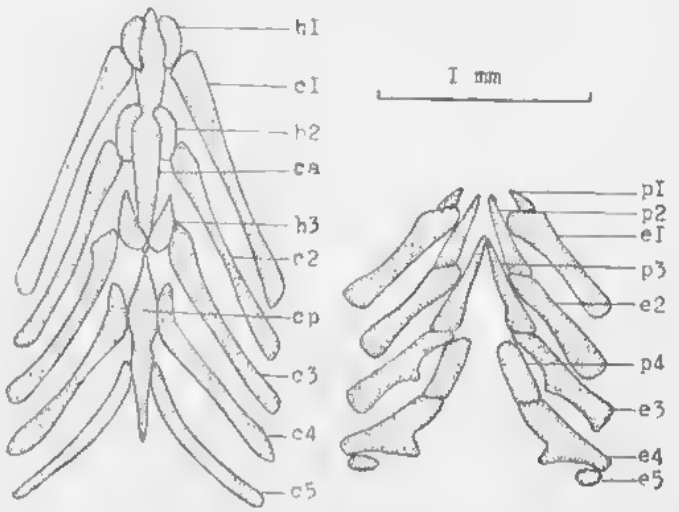


Fig. 19. — Arcs branchiaux cartilagineux de *Distichodus brevipinnis* au stade de 15 mm, vue ventrale à gauche, vue dorsale à droite (d'après Daget, 1959) ; c1 ... c5, cératobranchiaux ; ca, cp, copules antérieure et postérieure ; e1 ... e5, épibranchiaux ; h1 ... h3, hypobranchiaux ; p1 ... p4, pharyngobranchiaux.

La chondrification débute par la partie ventrale de chacun des arcs et gagne ensuite la partie dorsale, de sorte que les épibranchiaux ne sont pas individualisés par rapport aux cératobranchiaux. Au stade de 10,5 mm, les cinq arcs sont ainsi constitués et il existe une copule antérieure qui part de l'hypohyal, bien individualisé. Plus en arrière et bien séparé de cette copule se trouve un noyau cartilagineux qui correspond à la copule postérieure. Dans la région dorsale existent en outre deux centres de chondrification isolés qui, d'après leur position, semblent être les pharyngobranchiaux des arcs 2 et 3. Mais à 11,5 mm ces éléments cartilagineux se sont soudés aux épibranchiaux correspondants et les deux copules se sont également réunies en une *copula communis* (Daget et d'Aubenton, 1957).

Comparés à l'archétype et aux arcs branchiaux des Actinoptérygiens primitifs, ceux des Téléostéens apparaissent régressés et ayant tendance à se simplifier par perte d'éléments. Les pharyngobranchiaux qui existent presque toujours, au moins à certains arcs, sont des infrapharyngobranchiaux.

Source : MNHN, Paris

Des suprapharyngobranchiaux typiques ont été décrits chez des formes fossiles archaïques. Parmi les formes actuelles *Acipenser* et *Lepisosteus* possèdent encore des suprapharyngobranchiaux à certains arcs, mais peu développés et provenant de l'individualisation tardive d'une apophyse de l'épibranchial. Chez les Téléostéens, les apophyses des épibranchiaux, parfois bien saillantes, qui se trouvent dans la même situation, ne s'individualisent plus de sorte que les suprapharyngobranchiaux ont disparu en tant qu'éléments indépendants.

La régression frappe également les hypobranchiaux et les pharyngobranchiaux des Téléostéens et il n'est pas rare de rencontrer des arcs cartilagineux réduits à trois ou même deux éléments. Les cératobranchiaux sont les moins sujets à régression et existent toujours ; ce sont d'ailleurs les premiers éléments à apparaître au cours de l'embryogenèse. L'épibranchial a généralement disparu au cinquième arc, sauf chez les *Characoidei* où il a glissé vers l'avant et s'articule sur le quatrième cératobranchial. Une pièce cartilagineuse reliant l'extrémité supérieure du cinquième cératobranchial au quatrième épibranchial a été décrite chez certains Télostéens comme *Ethmalosa fimbriata* (Monod, 1919), *Engraulis encrassicholus* (Ridewood, 1904), *Gonorhynchus greyi* (Ridewood, 1905), *Alepocephalus*, etc... Cet élément est généralement considéré comme un cinquième épibranchial mais aucune donnée embryologique n'est connue concernant son origine ni son mode de développement. Un épibranchial accessoire rappelant celui des *Characoidei* a été décrit chez *Cromeria nilotica* (d'Aubenton, 1961) et représente probablement aussi un cinquième épibranchial. Il est à noter que la plupart des Téléostéens chez lesquels on trouve un élément cartilagineux qui est, ou pourrait être, un cinquième épibranchial possèdent aussi des sacs pharyngiens ou des organes suprabranchiaux. Il y a cependant des exceptions : des *Characoidei* qui n'ont pas de sacs pharyngiens comme *Hepsetus odoe* ou *Alestes baremoze* (Monod, 1950) ont un cinquième épibranchial et *Heterotis niloticus* doué d'un organe suprabranchial complexe (d'Aubenton, 1955) est dépourvu de cinquième épibranchial. La capsule cartilagineuse qui soutient cet organe provient d'une expansion lamelleuse du quatrième épibranchial déjà développée au stade de 13 mm (Daget et d'Aubenton, 1957). Une capsule cartilagineuse homologue, bien que morphologiquement très différente, existe chez *Ethmalosa fimbriata* (Monod, 1919). Il s'agit là de formations secondaires, sans aucune valeur phylogénétique de même que les lamelles dépendant du premier épibranchial qui soutiennent l'organe labyrinthiforme godronné des *Anabantidae* et des *Luciocephalidae*.

Quant aux basibranchiaux dont l'ensemble n'a pas à subir des déformations aussi importantes que les arcs proprement dits, ils manifestent chez les Téléostéens une tendance à se souder entre eux pour former seulement deux copules, une antérieure et une postérieure. Un cartilage supplémentaire impair prolongeant vers l'avant les deux premiers pharyngobranchiaux a été décrit sous le nom de prépharyngobranchial chez *Ethmalosa fimbriata* (Monod, 1919). Son mode de développement n'est pas connu. Il est possible que les extrémités des deux premiers pharyngobranchiaux

Source : MNHN, Paris

se soient soudées au cours de l'ontogenèse et qu'une articulation secondaire se soit formée, isolant leur pointe médiane commune.

Chez *Hepsetus odoe*, en plus du blastème à partir duquel se forme l'arc branchial proprement dit, il existe un second blastème dorsolatéral par rapport au premier et qui se distingue de celui-ci par la présence de noyaux plus petits, disposés irrégulièrement et prenant différemment certains colorants. Ce blastème dorso-latéral donne les rayons branchiaux cartilagineux de la partie dorsale de l'arc. Il est relié ventralement à un blastème subépidermique de même type mais moins épais qui donne les rayons branchiaux cartilagineux de la partie moyenne et ventrale de l'arc. Les blastèmes dorso-latéraux seraient bien développés chez tous les *Characoidei* mais rudimentaires ou diffus chez beaucoup d'autres Téléostéens chez lesquels ils donneraient seulement du tissu conjonctif (Bertmar, 1959).

B. Arcs prémandibulaire et mandibulaire

L'importance de l'arc prémandibulaire dans la formation du crâne des Vertébrés a été longtemps méconnue en raison des profondes modifications qui se sont produites au stade gnathostome. Elle n'a pu être mise en lumière que par l'étude de formes fossiles encore peu évoluées chez lesquelles le plan primitif d'organisation était moins altéré et plus facilement interprétable que chez les formes actuelles. Indépendamment des éléments pharyngiens de l'arc prémandibulaire qui auraient été incorporés à la région ethmoïdienne du neurocrâne, on retrouverait chez les Téléostéens l'homologue d'un épiprémandibulaire dans la partie rostrale du palato-carré ou *pars palatina*. Quant à l'arc mandibulaire, ses éléments pharyngiens auraient été également incorporés au neurocrâne, dans la région orbito-temporale, ou auraient disparus, et l'épimandibulaire formerait la partie postérieure du palato-carré ou *pars quadrata*. Le cartilage de Meckel serait le cératomandibulaire.

L'origine mixte du palato-carré par soudure de l'épiprémandibulaire à l'épimandibulaire rend compte de plusieurs particularités embryologiques et morphologiques qui n'avaient reçu auparavant que des explications peu satisfaisantes. Très souvent la *pars palatina* se développe à partir d'une ébauche située sous la région ethmoïdienne du chondrocrâne, indépendamment de la *pars quadrata* située plus en arrière et sur laquelle vient s'articuler l'extrémité postérieure du cartilage de Meckel. Chez *Mastacembelus armatus*, la *pars quadrata* est chondrifiée au stade de 7,3 mm ; la *pars palatina* apparaît bien séparée au stade de 8 mm et ces deux parties cartilagineuses ne se soudent qu'à 9,7 mm (Bhargava, 1958). Chez *Syngnathus fuscus*, au stade de 8 mm, la partie antérieure cartilagineuse du palato-carré est encore séparée de la partie postérieure par une zone intermédiaire fibreuse mais non chondrifiée (Kindred, 1924). *Pars palatina* et *pars quadrata* forment deux cartilages bien distincts chez *Ameiurus nebulosus* à 10 mm (Kindred, 1919), chez *Clupea harengus* à 20 mm (Wells, 1923) et chez *Ophicephalus garlua* à 4,5 mm (Srinivasachar, 1953).

Bien que signalé dans les familles très diverses, ce mode de développement

Source : MNHN, Paris

du palato-carré n'est cependant pas général pour l'ensemble des Téléostéens Chez *Salmo fario* la *pars quadrata* se chondrifie dès le stade de 10,5 mm ; à 12,3 mm elle pousse une courte apophyse ptérygoïde qui s'accroît vers l'avant aux stades suivants jusque sous la région ethmoïdienne. La *pars palatina* se forme de la même façon chez *Gadus merlangus* (De Beer, 1937), *Anguilla vulgaris* (Norman, 1926), *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton,

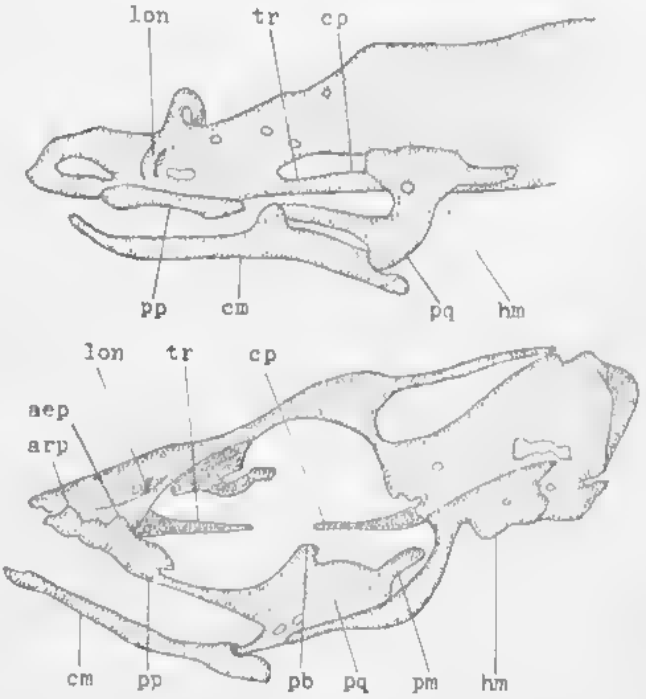


Fig. 20. — Arcs mandibulaire et hyoïde chez *Amiurus nebulosus* au stade de 10 mm en haut (d'après Kendrick, 1919) et chez *Salmo salar* au stade de 33 mm en bas (d'après Boker, 1913) ; chez *Amiurus*, la *pars palatina* est séparée de la *pars quadrata* soudée à l'hyomandibulaire ; chez *Salmo*, *pars palatina* et *pars quadrata* sont réunies et l'ensemble s'articule sur l'hyosymplectique ; aep, arp, apophyses ethmopalatine et rostropalatine ; cm, cartilage de Meckel ; cp, cartilage palatin ; hm, hyomandibulaire ou hyosymplectique ; lon, lame orbitonasale ; pb, *processus basalis* ; pm, *processus metapterygoideus* ; pp, *pars palatina* ; pq, *pars quadrata* ; tr, trabécule.

1902), etc... En résumé, l'embryologie montre que l'épiprémandibulaire existe encore en tant qu'élément cartilagineux distinct chez beaucoup de Téléostéens, mais il se chondrifie alors plus tardivement que l'épimandibulaire ; dans les autres cas, la *pars palatina* se développe à partir d'une apophyse ptérygoïde de la *pars quadrata* et la distinction entre les deux constituants du palato-carré ne repose plus que sur des considérations d'ordre morphologique.

Source : MNHN, Paris

En effet l'extrémité antérieure du palato-carré forme souvent deux apophyses qui prennent contact avec le neurocrâne. L'une, dite rostropalatine, dirigée vers l'avant, s'appuie sous la partie antérieure de la plaque ethmoïdienne ; l'autre, dite ethmopalatine, dirigée vers le haut, s'appuie sur le bord latéro-ventral de la plaque ethmoïdienne, au-dessous de la base de la lame orbitonasale. Ces deux apophyses correspondraient aux deux têtes articulaires de l'épiprémandibulaire, l'une en relation avec l'infrapharyngoprémandibulaire incorporé à la partie antéro-ventrale de la plaque ethmoïdienne, l'autre en relation avec le suprapharyngoprémandibulaire représenté par la lame orbitonasale. Ces apophyses rostro et ethmopalatine, particulièrement développées chez *Esox lucius* à 10 mm (Walther, 1883), sont également bien reconnaissables chez *Salmo fario* à 16,5 mm (De Beer, 1937), *Clupea harengus* à 50 mm (Wells, 1923), etc... Cependant chez la plupart des Téléostéens, l'une des deux liaisons a disparu par régression et le palato-carré n'est plus rattaché au chondrocrâne que par une seule apophyse qui peut être la rostropalatine comme chez *Gasterosteus aculeatus* ou l'ethmopalatine comme chez *Mastacembelus armatus*.

Si la *pars quadrata* correspond à l'épimandibulaire, on devrait comme à la *pars palatina* y retrouver les homologues des deux têtes articulaires correspondant à l'infrapharyngomandibulaire et au suprapharyngomandibulaire. Si l'on admet que le premier a été incorporé au neurocrâne et constitue maintenant tout ou partie de la trabécule, la tête articulaire correspondante de l'épimandibulaire se serait fusionné avec l'extrémité caudale de l'épiprémandibulaire car il n'existe aucune trace de liaison entre la trabécule proprement dite et le palato-carré. Le suprapharyngomandibulaire aurait complètement disparu chez les Téléostéens, mais deux apophyses de la *pars quadrata* pourraient être homologuées avec la tête articulaire correspondante de l'épimandibulaire : le *processus basalis* et le *processus metapterygoideus*.

Le *processus basalis*, chez les Actinoptérygiens primitifs prenait contact avec l'apophyse basiptérygoïde de la base du neurocrâne. Chez le genre fossile *Pteronisculus* par exemple, le bord supérieur du palato-carré porte un *processus basalis* qui devait pouvoir tourner, grâce à une fossette articulaire, autour de l'apophyse basiptérygoïde ou glisser sur celle-ci (Lehman, 1958). Cette articulation dite palato-basale a été perdue par les Téléostéens. Toutefois, chez *Hepsetus odoe*, aux premiers stades, une connexion a été signalée entre le *processus basalis* et le cartilage polaire (Bertmar, 1959). Chez *Salmo* également un *processus basalis* rudimentaire est dirigé vers l'apophyse basiptérygoïde mais ne l'atteint pas (De Beer, 1937).

Le *processus metapterygoideus* est situé en arrière du précédent. Il est bien reconnaissable chez *Salmo salar* au stade de 33 mm (Böker, 1913). Chez *Gadus merlangus* au stade de 11 mm et *Gasterosteus aculeatus* au stade de 9 mm, ce *processus* s'allonge parallèlement à l'hyosymplectique. Du fait de sa position postéro-dorsale et de son orientation vers l'arc hyoïde, il correspondrait mieux que le *processus basalis* à la seconde tête articulaire de l'épimandibulaire.

Le *processus metapterygoideus* est aussi appelé *processus alicus internus*

Source : MNHN, Paris

par opposition au *processus oticus externus* dont la signification morphologique est toute différente. Un *processus oticus externus* a été décrit chez *Hepsetus odoe*. Il provient d'un blastème dorso-latéral par rapport au blastème du palato-carré et en contact, au stade de 7,3 mm, avec l apophyse prootique du cartilage otique antérieur. La plus grande partie de ce blastème se résorbe et sa base seule se chondrifie. Elle est encore reconnaissable au stade de 8 mm mais ne tarde pas à disparaître, incorporée à la *pars quadrata* (Bertmar, 1959) Provenant d un blastème homologue du blastème dorso-latéral des arcs branchiaux, ce *processus oticus externus* correspond á une première ébauche de rayons mandibulaires, rayons qui n'ont plus aucune raison de se former chez les Téléostéens Une autre particularité du palato-carré des *Characoidei* est de présenter une fenêtre ptérygoïdienne dans la *pars quadrata* Cette fenêtre obturée par une membrane n'a apparemment aucune signification morphologique.

Le palato-carré des Téléostéens n'est donc plus relié directement au neurocrâne que par son extrémité antérieure, au niveau des liaisons rostro et ethmopalatine. En fait le palato-carré est peu mobile par rapport au crâne et l'articulation a tendance à s'ankyloser. C'est ainsi qu'aux stades de 6,3 à 9 mm l'apophyse ptérygoïde de *Gasterosteus aculeatus* est soudée á la corne préethmoïdienne (Swinnerton, 1902) et qu'au stade de 21,5 mm celle d'*Hyperapisus occidentalis* est soudée à la barre trabéculaire (Daget, 1960). Dans le premier cas il s'agit d'une liaison rostropalatine et dans le second d'une liaison ethmopalatine. Mais de toute façon la fusion des cartilages est secondaire, et en outre transitoire ; elle n'affecte en rien le mode de suspension de la mâchoire.

Le cartilage de Meckel n'offre aucune particularité. Il se développe toujours á partir d'une seule ébauche et correspond certainement à un cératomandibulaire. Les autres éléments ventraux, s'ils ont jamais existé, auraient disparu sans laisser de traces. Il n'y a ni hypomandibulaire, ni basimandibulaire bien que chez *Hepsetus odoe* ait été signalé un blastème symphysaire, reconnaissable aux touts premiers stades ; ce blastème ne se chondrifie cependant pas, il se résout en tissu tendineux (Bertmar, 1959).

C. Arc hyoïde

L'arc hyoïde cartilagineux des Téléostéens presente un certain nombre de particularités qui en rendent l'interprétation délicate. Tout d'abord la partie dorsale de l'arc s'est dissociée de la partie ventrale de sorte que l'épihyal n'est plus articulé directement avec le cératohyal, mais les deux éléments sont réunis par une pièce intermédiaire spéciale aux Téléostéens, l'interhyal ou stylohyal. L'épihyal par l intermédiaire d'une longue apophyse antéro-ventrale, dite *processus symplecticus*, prend contact avec le palato-carré ; ainsi se trouve réalisé le mode de suspension de la mâchoire dit méthystylie caractéristique des Téléostéens. La pièce dorsale de l'arc hyoïde cartilagineux mérite pour cette raison d'être appelée hyosymplectique. La partie supérieure de l hyosymplectique, dont une partie seulement correspond à l épihyal, s appuie par deux têtes articulaires sur la capsule otique

Source : MNHN, Paris

dorso-latéralement à la veine jugulaire alors que chez les Chondrichtyens l'articulation est ventrale par rapport à la veine. Enfin, sauf cas de régression secondaire, le bord postérieur de l'hyosymplectique porte une apophyse operculaire et il existe généralement au milieu du cartilage un *foramen* pour le *Truncus hyoideomandibularis*. Toutefois cette relation entre nerf et cartilage n'est pas absolument générale et peut varier suivant les modalités du développement de l'hyosymplectique.

La partie ventrale de l'arc hyoïde est peu modifiée. Le cératohyal est toujours volumineux. Un hypohyal est présent chez *Saluo fario* dès le stade de 10,8 mm (De Beer, 1937), *Gasterosteus aculeatus* au stade de 5 mm (Swinnerton, 1902), *Syngnathus fuscus* au stade de 8 mm (Kindred, 1921), *Mastacembelus armatus* au stade de 8 mm (Bhargava, 1958), etc... Il existe également bien individualisé chez *Heterotis niloticus* dès le stade de 10-11 mm bien que les hypobranchiaux manquent (Daget et d'Aubenton, 1957). Par contre chez les *Characoidei*, comme *Hepsetus odoe* (Bertmar, 1959) et *Distichodus brevipinnis* (Daget, 1959) ainsi que chez *Leuciscus rutilus* (Hjorendick, 1942), l'hypohyal fait défaut alors que les hypobranchiaux sont présents aux arcs suivants. L'hypohyal manque également chez *Anguilla vulgaris* (Norman, 1926) et les formes leptocéphales (Bauchot, 1959).

Quant au basihyal, il peut rester indépendant des basibranchiaux comme chez *Anguilla vulgaris* (Norman, 1926) ou se fusionner avec la copule antérieure comme chez *Salmo* (De Beer, 1937) ou même ne pas s'individualiser comme chez *Heterotis niloticus* dont l'hypohyal s'appuie sur l'extrémité antérieure de la *copula communis* (Daget et d'Aubenton, 1957). Parfois aussi le basihyal est prolongé vers l'avant et se segmente secondairement en deux ou trois, la partie la plus rostrale servant alors d'armature à la langue. Il en est ainsi chez *Distichodus brevipinnis* à 15 mm (Daget, 1959) et *Hepsetus odoe* à 23 mm (Bertmar, 1959).

Chez *Hepsetus odoe*, le stylohyal se forme aux stades de 6,3-7 mm à partir de deux blastèmes accolés, un profond qui est en continuité avec le blastème de l'arc hyoïde proprement dit et un latéral subépidermique qui correspond probablement à une ébauche de rayon (Bertmar, 1959). Cette origine mixte a également été décrite chez *Salmo salar* au stade de 20 jours et cinq heures (Holmgren, 1943). Mais chez *Hepsetus odoe* comme chez *Salmo salar* et la plupart des autres Téléostéens, le stylohyal se chondrifie à partir d'un centre particulier et constitue d'emblée une pièce cartilagineuse distincte à la fois du cératohyal et de l'épihyal. Chez *Mastacembelus armatus* par contre le stylohyal apparaît au stade de 7,3 mm comme une longue apophyse postéro-ventrale de l'hyosymplectique cartilagineux et ne s'individualise qu'un peu plus tard au stade de 8 mm (Bhargava, 1958). On retrouve donc à propos du stylohyal les deux modalités de développement déjà signalées à propos des éléments constitutifs des arcs branchiaux. Le stylohyal reste toujours de faible taille par rapport au cératohyal et à l'hyosymplectique mais sa présence paraît constante chez les Téléostéens alors qu'il n'existait probablement pas chez les Actinoptérygiens les plus primitifs. Son absence chez *Phractolaemus ansorgii* (Thys van den Audenaerde, 1961) est sans doute secondaire.

Source : MNHN, Paris

L'hyosymplectique d'*Hepsetus odoe* se forme à partir de deux blastèmes : l'un ventro-médian correspond à l'épihyal, l'autre dorso-latéral par rapport au premier, subépidermique et latéral au muscle constricteur dorsal, serait l'homologue des blastèmes dorso-latéraux des arcs branchiaux. Il représenterait par conséquent des rayons de l'arc hyoïde qui ne s'individualisent plus. Le *Truncus hyoideomandibularis* passe à la limite entre les deux blastèmes. Lorsque l'hyosymplectique s'est chondrifié, la partie située au-dessous du *foramen* pour le *Truncus hyoideomandibularis* correspond par conséquent à l'épihyal proprement dit et la partie située au-dessus correspond

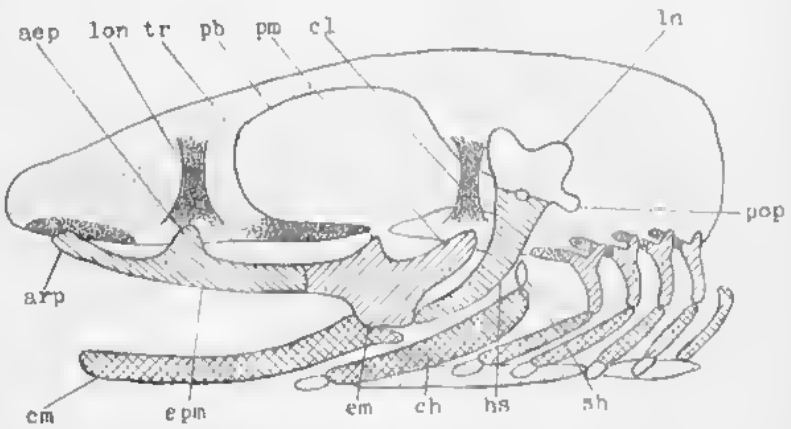


FIG. 21. — Schéma du splanchnocrâne cartilagineux d'un Téléostéen. Les éléments pharyngiens sont en pointillé dense, les épibranchiaux hachurés et les cératobranchiaux quadrillés ; aep, arp, apophyses ethmopalatine et rostropalatine ; ch, cératohyal ; cl, commissure latérale ; cm, cartilage de Meckel ; eh, épihyal ; em, épimandibulaire ; epm épiptérmandibulaire ; lh, latérohyal ; lon, lame orbitonasale ; pb, *processus basalis* ; pm, *processus metapterygoideus* ; pop, apophyse operculaire ; sh, stylohyal ; tr, trabécule.

à une néoformation qu'il est commode d'appeler latérohyal. Les deux têtes articulaires de l'hyosymplectique et l'apophyse operculaire sont formées par ce latérohyal (BERTMAR, 1959). Chez *Salmo salar* l'hyosymplectique aurait la même origine (HOLMGREN, 1943) et il en est probablement de même chez tous les Téléostéens.

Le suprapharyngohyal étant représenté par la commissure latérale et l'infrapharyngohyal ayant complètement disparu ou ayant été lui aussi incorporé au neurocrâne à la base de la commissure latérale, l'épihyal devait primitivement s'articuler à la base de la capsule otique, comme les arcs branchiaux et ventralement à la veine jugulaire. Mais très tôt au cours de l'évolution, l'extrémité supérieure de l'épihyal a dû glisser vers le haut, le long de la commissure latérale, et l'articulation avec la capsule otique est ainsi devenue dorso-latérale à la veine jugulaire. En outre l'épihyal aurait perdu ses deux têtes articulaires et se serait soudé au latérohyal.

Source : MNHN, Paris

Enfin chez les Téléostéens et les formes qui leur sont étroitement apparentées, le latérohyal aurait reformé deux têtes articulaires, qui ne sont pas homologues de celles des épibranchiaux, et une apophyse operculaire.

L'apophyse operculaire lorsqu'elle existe est toujours située sur le bord postéro-dorsal de l'hyosymplectique. Elle peut être à peine ébauchée ou former une saillie très prononcée comme chez *Ameiurus nebulosus* au stade de 10 mm (Kindred, 1919). Parfois on trouve à son emplacement un noyau cartilagineux indépendant appelé alors cartilage operculaire comme chez *Anguilla vulgaris* au stade de 31 mm (Norman, 1926), *Solea variegata* au stade 8 (Berrill, 1925), les formes leptocéphales (Bauchot, 1959), etc...

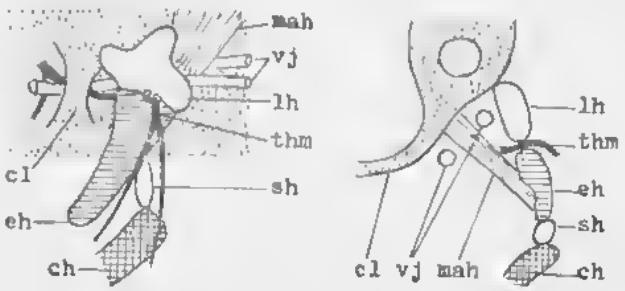


Fig. 22. — Schéma des relations entre l'arc hyoïde, les veines, nerfs et muscles chez un Téléostéen, vue latérale à gauche, coupe transversale à droite (d'après Bertmar, 1959) ; ch, cératohyal ; cl, commissure latérale ; eh, épihyal ; lh, latérohyal ; mah, muscle adducteur de l'hyomandibulaire ; sh, stylohyal ; thm, *truncus hyoideomandibularis* ; vj, veine jugulaire.

Si l'interprétation du latérohyal proposée plus haut est valable, il s'agirait toujours d'un rayon hyoïdien modifié pour servir de support à l'opercule osseux et lui permettre de pivoter sous l'action d'un système de muscles dont l'un au moins, le dilatateur de l'opercule, s'est différencié dans ce but. Apophyse ou cartilage operculaire ont secondairement disparu chez les Téléostéens qui n'ont plus d'opercule. C'est le cas des Saccopharyngiformes (Tchernavin, 1947) et de certains Anguilliformes comme *Cyema atrum* qui ne possède plus de pièce operculaire au moins en tant qu'élément osseux distinct (Trewavas, 1933).

Typiquement le *Truncus hyoideomandibularis* du nerf facial des Téléostéens perce l'hyosymplectique mais l'embryologie montre que cette particularité est en réalité secondaire et qu'aux premiers stades les positions respectives du nerf et du cartilage sont variables. Chez *Heterotis niloticus*, l'hyosymplectique se forme en avant du *Truncus hyoideomandibularis*, puis une échancrure apparaît sur le bord postérieur du cartilage, lequel, en s'accroissant, finit par entourer complètement le nerf (Daget et d'Aubenton, 1957). Il en est de même chez *Solea variegata* (Berrill, 1925).

Source : MNHN, Paris

Cette condition où l'arc hyoïde est, comme la commissure latérale, antérieur à la branche nerveuse doit être considérée comme primitive. Chez *Salmo fario* le cartilage de l'hyosymplectique apparaît au stade de 9,3 mm juste au-dessous du *Truncus hyoideomandibularis* ; le cartilage s'accroît ensuite vers le haut et au stade de 10,5 mm le bord supérieur présente une échancrure médiane ; au stade de 12,1 mm l'échancrure s'est refermée et le nerf perce le cartilage (De Beer, 1937). Chez *Ameiurus nebulosus*, l'hyosymplectique est d'abord postérieur à la branche hyomandibulaire du facial, mais le bord antérieur du cartilage en s'accroissant vers l'avant ne tarde pas à entourer complètement le nerf (Edgeworth, 1935). Chez *Mormyrus rume* la chondrification s'arrête à un stade intermédiaire, le cartilage n'entoure pas le nerf qui passe dans une encoche du bord antérieur de l'hyosymplectique (Daget et d'Aubenton, 1960). Enfin chez *Gadus merlangus* l'hyosymplectique, d'ailleurs très étroit, reste entièrement postérieur au *Truncus hyoideomandibularis* (De Beer, 1937).

La partie de l'arc hyoïde qui prend contact avec le palato-carré se développe généralement chez les Téléostéens comme une apophyse antéro-ventrale de l'épihyal, le *processus symplecticus*. Chez *Hepsetus odoe* cependant, au stade de 8 mm, il lui correspond un centre de chondrification distinct et à 12,6 mm, bien que soudée à l'épihyal, la *pars symplectica* peut encore en être distinguée histologiquement (Bertmar, 1959). Ceci doit sans doute être considéré comme le rappel d'une condition ancestrale où la *pars symplectica* s'individualisait et formait un véritable cartilage symplectique. En effet chez les *Palaeoniscidae* un symplectique ossifié, mais qui devait d'abord exister à l'état cartilagineux, s'articulait d'une part avec l'hyomandibulaire et d'autre part avec le palato-carré et le cartilage de Meckel. La même disposition a été conservée par les *Acipenseridae* actuels dont le symplectique ne s'ossifie plus. Il est donc vraisemblable d'admettre que la liaison méthyostylique entre l'arc mandibulaire et l'arc hyoïde s'est d'abord réalisée par l'intermédiaire d'un cartilage symplectique, détaché de l'ébauche de l'épihyal et quelque peu analogue au stylohyal.

Chez les Téléostéens, le cartilage symplectique ne s'individualise plus, résultat d'une tendance à l'ankylose pour l'articulation entre l'arc mandibulaire et l'arc hyoïde. Le contact entre les deux arcs n'a plus lieu au niveau de l'articulation entre le palato-carré et le cartilage de Meckel, mais intéresse seulement l'hyosymplectique et le palato-carré. Ces deux pièces cartilagineuses n'ont guère à jouer l'une par rapport à l'autre et leur ensemble, suspendu au neurocrâne, constitue un support rigide pour le cartilage de Meckel. En fait on observe souvent une fusion entre le *processus symplecticus* et la *pars quadrata*. Il en est ainsi chez *Clupea harengus* au stade de 5 mm (Wells, 1923), *Sebastes marinus* au stade de 5,5 mm (Mackintosch, 1923), *Ameiurus nebulosus* au stade de 10 mm (Kindred, 1919), *Heterotis niloticus* au stade de 13-14 mm (Daget et d'Aubenton, 1957), etc... Une articulation définitive se reforme ultérieurement entre l'hyosymplectique et le palato-carré lorsque l'ossification se développe.

Source : MNHN, Paris

D. Remarques conclusives

Il est important de souligner que dans le développement de l'ensemble des structures cartilagineuses du splanchnocrâne, deux séries de blastèmes peuvent intervenir : une profonde et une superficielle. La série profonde donne les éléments des arcs proprement dits ; la série superficielle donne les rayons branchiaux dont le rôle primitif et normal est de soutenir les feuillets branchiaux. Lorsque ces feuillets ont disparu et que la fente branchiale correspondante est oblitérée, le blastème superficiel peut également disparaître ou se résorber précocement avant chondrification ou s'incorporer au blastème profond sous-jacent. Trois exemples de cette évolution ont été reconnus chez les Téléostéens : le *processus oticus externus* incorporé à la *pars quadrata* du palato-carré, le latérohyal soudé à l'extrémité supérieure de l'épihyal et un blastème de rayon hyoïdien fusionné à une apophyse de l'épihyal pour former le stylohyal.

Il s'agirait là de propriétés très générales des blastèmes ectomésenchymateux à potentialité squelettogène qui, d'une part, apparaissent en couches successives superposées et, d'autre part tendent à s'enfoncer de plus en plus profondément et à s'incorporer aux structures squelettiques sous-jacentes. L'incorporation au neurocrâne des éléments pharyngiens des arcs prémandibulaire, mandibulaire et hyoïdien relèvent des mêmes phénomènes qui présentent une importance fondamentale dans l'évolution du crâne des Vertébrés.

Quant à la segmentation des arcs viscéraux, elle peut se produire au stade mésenchymateux, et les divers éléments sont alors individualisés dès le début de la chondrification, ou seulement plus tard et les divers éléments cartilagineux sont d'abord fusionnés les uns aux autres. Dans tous les cas la segmentation paraît dépendre de facteurs mécaniques et lorsque ces facteurs, pour une raison ou une autre, n'interviennent plus, certains éléments d'arc qui existaient chez les formes ancestrales perdent leur individualité, régressent et finissent par disparaître. Ceci se serait produit notamment pour les suprapharyngobranchiaux, le symplectique, les hypobranchiaux et les infrapharyngobranchiaux aux arcs où ces éléments manquent, etc... On pourrait expliquer de même la soudure de l'épiprémandibulaire à l'épimandibulaire, celle des basibranchiaux entre eux, la fusion fréquente mais transitoire de l'hyosymplectique et de la *pars quadrata*, etc...

Il est toutefois nécessaire pour interpréter le splanchnocrâne des Téléostéens de faire intervenir deux éléments supplémentaires à l'arc hyoïde, le symplectique et le stylohyal. Phylogénétiquement la formation du stylohyal est plus récente que celle du symplectique. Elle se serait réalisée par soudure d'un blastème de rayon hyoïdien à une apophyse de l'épihyal, puis individualisation de l'ensemble. Il est possible qu'à l'origine le symplectique ait eu un mode de formation analogue. Mais chez les formes actuelles il tend à disparaître en tant qu'élément indépendant par suite de l'ankylose progressive de l'articulation entre l'épihyal et le palato-carré.

Source : MNHN, Paris

III. — Cartilages de liaison et de soutien.

Dans la région céphalique des Téléostéens, on rencontre aussi des formations cartilagineuses qui ne se rattachent ni au neurocrâne, ni au splanchnocrâne, tels qu'ils ont été décrits précédemment. Parmi les plus fréquents, il convient de citer d'abord les cartilages subprémaxillaires appelés parfois labiaux antéro-supérieurs. Chez *Salmo*, ils apparaissent très tardivement entre les prémaxillaires et la plaque ethmoïdienne, étant séparés des uns comme de l'autre par du tissu conjonctif (Tchernavin, 1938). Il en est de même chez *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton, 1902), *Cyclopterus lumpus* (Uhlmann, 1921), *Anguilla vulgaris* et *Galaxias* (Norman, 1926). Chez *Pleuronectes platessa*, *Solea variegata* (Berrill, 1925) et *Gadus merlangus* (De Beer, 1937), les cartilages subprémaxillaires se soudent et

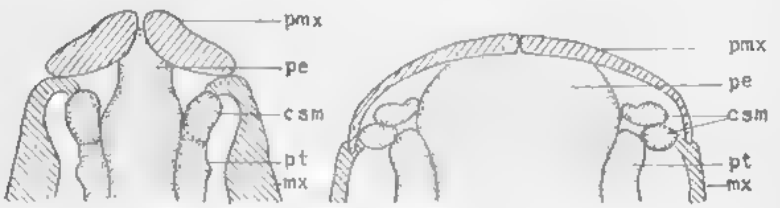


Fig. 23. — Cartilages submaxillaires chez *Nannocharax ansorgii* à gauche et *Citharinus citharus* à droite, vues ventrales (d'après Bertmar, 1959) ; cartilages pointillés, ossifications hachurées ; csm, cartilages submaxillaires ; mx, maxillaire ; pe, plaque ethmoïdienne ; pmx, prémaxillaire ; pt, extrémité antérieure du palato-carré.

forment un élément médian, à l'avant du septe internasal, et qui est parfois appelé cartilage rostral. Un cartilage médian indépendant situé au-dessus ou en avant du septe internasal a également été décrit chez *Sebastes marinus* au stade de 25 mm (Mackintosh, 1925), *Leuciscus rutilus* au stade de 12 mm (Lubendick, 1942), *Ophicephalus gachua* au stade de 21 mm (Srinivasachar, 1953), *Syngnathus fuscus* (Kindred, 1921), *Scomber* (Allis, 1905), etc... Norman (1926) a fait remarquer que la présence de ces cartilages coïncidait avec celle d'apophyses ascendantes aux prémaxillaires et celle d'une bouche plus ou moins protractile. Il s'agirait donc de cartilages de liaison, apparus de façon indépendante dans certaines lignées téléostéennes et par conséquent d'éléments non homologues mais plutôt homodynames. Ils faciliteraient le mouvement des prémaxillaires par rapport au neurocrâne lors de la protrusion et de la rétraction des mâchoires. Toujours d'après Norman, le cartilage subprémaxillaire médian des *Syngnathidae*, chez qui le mode de préhension de la nourriture par succion nécessite le libre mouvement des os de la mâchoire, fonctionne de toute évidence comme un rouleau sur lequel glissent les apophyses ascendantes des prémaxillaires.

Source : MNHN, Paris

Une origine et un rôle analogues doivent sans doute être attribués aux cartilages submaxillaires, appelés parfois labiaux postéro-supérieurs. Ils sont situés entre la plaque ethmoïdienne, les maxillaires et les palato-carrés, souvent en contact étroit avec l'un ou l'autre de ces constituants du crâne. Ils sont particulièrement bien développés chez certains *Cyprinoidei* et *Characoidei* et peuvent se scinder secondairement en deux comme chez *Citharinus* ou même en trois comme chez *Catostomus* (Sagemehl, 1885, 1891). Chez *Hepsetus odoe*, les cartilages submaxillaires se chondrifient de façon indépendante au stade de 9 mm à partir d'un blastème en continuité avec l'extrémité antérieure de celui du palato-carré (Bertmar, 1959). Chez *Mastacembelus armatus*, les cornes préethmoïdiennes bien caractérisées au stade de 9,7 mm ont complètement disparu par résorption au stade de 12,6 mm et au stade de 21,6 mm on trouve à leur emplacement deux petits nodules cartilagineux que l'on peut considérer comme des cartilages submaxillaires (Bhargava, 1958).

Des cartilages labiaux inférieurs sont plus rares. Chez *Gadus merlangus* au stade de 11 mm un cartilage labial se forme dans un repli sur le bord de la mâchoire inférieure, latéralement au cartilage de Meckel (De Beer, 1937). Chez *Gasterosteus aculeatus* une paire de cartilages labiaux se développe tardivement près de l'extrémité des cartilages de Meckel (Swinnerton, 1902). Des cartilages ont été signalés chez les *Siluroidei* à la base des barbillons ; trois de chaque côté sont bien visibles chez *Ictalurus albidus* au stade de 10 jours (Ryder, 1887). L'œil est parfois entouré d'un cartilage sclérotique comme chez *Anguilla vulgaris* (Norman, 1926).

Certains cartilages enfin sont d'occurence tout à fait exceptionnelle. Un nodule a été décrit sous le nom de cartilage suspenseur entre l'hyomandibulaire, le symplectique et le stylohyal de *Salmo* (Tchernavin, 1938). Un cartilage subcopulaire a été signalé chez *Ophicephalus gachua* ventralement à la *copula communis*, au niveau du deuxième arc branchial (Srinivasachar, 1953). Chez *Anguilla vulgaris* un cartilage pseudobranchial est présent au stade de 31 mm au-dessus de la partie antérieure du premier arc branchial et aux stades plus âgés deux ou trois de ces cartilages sont présents (Norman, 1926). Ces quelques exemples montrent que des centres de chondrification peuvent apparaître en position atypique dans les tissus conjonctifs. Il s'agit souvent de pseudocartilage plutôt que de cartilage hyalin. Dans la mesure où ces éléments cartilagineux sont des néoformations ils n'ont aucune signification phylogénétique et ne méritent même pas d'être considérés comme des constituants du crâne.

Source : MNHN, Paris

LE CRANE ADULTE OSSIFIÉ

Le crâne cartilagineux et membraneux n'étant qu'un stade embryonnaire transitoire, le crâne adulte des Téléostéens est caractérisé par l'apparition plus ou moins précoce d'un certain nombre de centres d'ossification. Comme on le verra, ces centres appartiennent à deux types distincts ; les uns se développent à la surface du cartilage et donnent des ossifications périchondrales ; les autres se développent dans le tissu conjonctif et donnent des ossifications parachondrales ou achondrales, c'est-à-dire des os de membrane. Il est important de rappeler ici que chez les Téléostéens l'os passe d'abord par un stade de tissu ostéoïde avant de devenir du tissu osseux vrai, ce dernier étant le stade ultime de l'évolution ontogénétique des structures squelettiques. Mais de même que dans certains groupes des parties cartilagineuses ne s'ossifient jamais, même à l'état adulte, les parties ossifiées peuvent rester à l'état de tissu ostéoïde sans atteindre le stade de tissu osseux véritable. Il s'agit là d'arrêt dans le développement et de persistance chez l'adulte de caractères qui étaient embryonnaires ou juvéniles chez les formes ancestrales donc d'une sorte de néoténie.

En effet l'étude du crâne des Téléostéens montre qu'au cours de l'évolution de ce groupe la loi générale de régression de l'ossification a constamment joué. La régression a porté d'une part sur une diminution globale du volume des os formés, le crâne osseux des Actinoptérygiens primitifs étant plus massif que celui des Téléostéens, et d'autre part sur une fragmentation des ossifications et une disparition de certains centres d'ossification chez les formes les plus spécialisées. Ainsi la persistance de parties cartilagineuses ou de tissu ostéoïde chez les Téléostéens adultes doit être considérée non comme un caractère archaïque ou primitif, mais comme un caractère de spécialisation. Le tableau suivant montre bien que d'une façon générale le tissu ostéoïde est le seul représenté chez les Téléostéens les plus hautement organisés ou les plus spécialisés (Blanc, 1953) :

Familles dont le squelette adulte est formé de tissu ostéoïde persistant	*Esocidae* *Poecilidae* *Centrarchidae* *Labridae* *Coltidae* *Blennidae*
Familles ou sous-ordres dont le squelette adulte est formé de tissu osseux vrai	*Clupeidae* *Salmonidae* *Characoidei* *Siluroidei* *Cyprinidae* *Cobitidae* *Anguillidae*

Source : MNHN, Paris

Chez les Téléostéens adultes la variabilité du crâne est encore plus étendue que chez les embryons ou les jeunes. Il ne peut être question de passer en revue toutes les particularités morphologiques qui ont été signalées. Beaucoup ne concernent d'ailleurs que des formes très spécialisées et ne présentent par conséquent qu'une importance secondaire pour l'évolution du groupe considéré dans son ensemble. De plus l'absence fréquente de données anatomiques détaillées sur les relations des structures osseuses avec les nerfs, les vaisseaux, les canaux sensoriels et leurs neuromastes, ainsi que de données embryologiques sur le mode de développement, ne permet pas toujours d'en donner une interprétation sûre. On se bornera donc à mentionner les cas les mieux connus et ceux qui ont été décrits avec suffisamment de précision.

I. — Neurocrâne

Le neurocrâne des Actinoptérygiens primitifs était formé à l'état adulte d'un très petit nombre d'ossifications distinctes réunies par des zones restant cartilagineuses ou membraneuses. Dans le genre fossile triasique *Pteronisculus*, le mieux connu actuellement à ce point de vue, l'examen d'individus de tailles différentes a montré que l'ossification débutait tardivement autour de centres pairs ou impairs dont le nombre et la position n'ont pu être déterminés avec précision. Cependant, sur un exemplaire de *Pteronisculus magnus*, on a pu distinguer une ossification dans la crête latérale formant la voûte supérieure de l'orbite, de chaque côté de la fontanelle supracrâniale, une autre ossification couvrant la partie postéro-inférieure de l'orbite et la partie latérale de la région située au-dessus du myodome, une ossification dans l'apophyse postorbitaire et enfin une ossification impaire s'étendant à toute la région occipitale.

Les zones osseuses ainsi formées s'étendaient ensuite et se fusionnaient les unes aux autres de sorte que chez l'adulte il ne subsistait aucune trace de leur origine indépendante. Le neurocrâne de *Pteronisculus* ne se composait finalement que de deux ossifications massives : une antérieure comprenant la région ethmoïdienne, la région orbito-temporale et la plus grande partie de la région otique, c'est-à-dire en fait le paléocrâne ; une postérieure comprenant la région occipitale et la partie ventro-postérieure de la région otique. Cette seconde ossification était complètement distincte de la première même chez les individus les mieux ossifiés. Sur le vivant, la liaison devait vraisemblablement être assurée à la fois par du cartilage et par une membrane obturant un sillon occipital et une fontanelle dorsale postérieure (Nielsen, 1942).

Or chez les Téléostéens, les os du neurocrâne proprement dit sont en nombre relativement élevé ; c'est seulement dans certains rameaux en fin d'évolution et chez des formes très spécialisées que ce nombre se réduit par régression et disparition de certains os. Rien ne permet d'affirmer que tous les centres d'ossification que l'on connaît chez les Téléostéens actuels préexistaient chez les Actinoptérygiens primitifs. Il est probable qu'au

Source : MNHN, Paris

cours de l'évolution certaines ossifications se sont fragmentées et que de nouveaux centres d'ostéogenèse sont apparus. On notera d'ailleurs que la localisation des centres d'ossification du neurocrâne est indépendante de celle des centres de chondrification.

Mais le phénomène le plus important au point de vue évolutif consiste dans l'individualisation des ébauches osseuses qui, au lieu de se souder comme chez les formes primitives, restent séparées par des zones cartilagineuses ou membraneuses ou s'unissent par des sutures. Il arrive que les

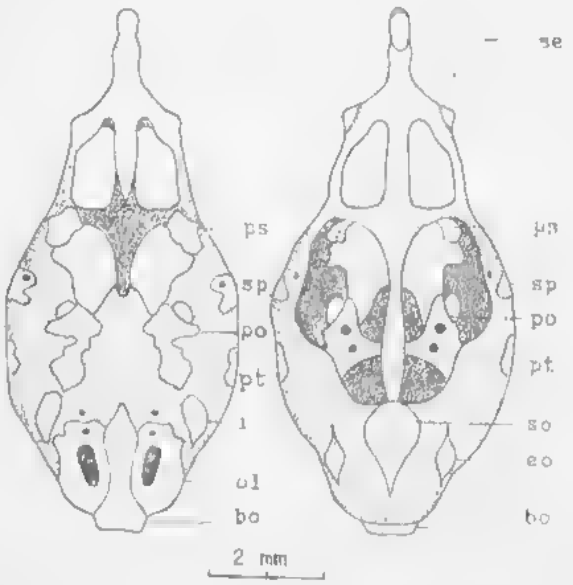


FIG. 24. — Centres d'ossification du neurocrâne d'*Heterotis nilolicus* au stade de 33 mm (d'après DAGET et D'AUBENTON, 1957) ; à gauche vue ventrale, à droite, vue dorsale ; cartilage en pointillé. A ce stade, l'ethmoïde latéral et l'orbitosphénoïde ne sont pas encore apparus ; le basisphénoïde manque chez *Heterotis* ; bo, basioccipital ; eo, épiotique ; i, intercalaire ; ol, occipital latéral ; po, prootique ; ps, pleurosphénoïde ; pt, autoptérotique ; se, supraethmoïde ; so, supraoccipital ; sp, autosphénotique.

lignes de suture, partiellement oblitérées par l'ossification périostique, soient difficilement visibles sur des crânes d'individus âgés et une préparation adéquate est alors nécessaire pour les mettre en évidence. Mais les soudures réelles qui ont été signalées entre os contigus sont toujours limitées et ne s'étendent jamais à l'ensemble des constituants du neurocrâne.

On a vu que les ébauches cartilagineuses à partir desquelles s'édifie le chondrocrâne embryonnaire se soudaient très tôt les unes aux autres et que la croissance de l'ensemble n'en était pas affectée du fait des propriétés d'intussusception du tissu cartilagineux. L'os par contre ne possède pas, ou à un très faible degré, ces propriétés de croissance par intussusception. Il en résulte que l'ossification massive du neurocrâne une fois terminée, la croissance devait être arrêtée ou du moins considérablement ralentie.

Source : MNHN, Paris

Chez les Téléostéens elle est pratiquement illimitée et se poursuit jusqu'à la mort des individus. Ceci implique que les ossifications du neurocrâne, qui apparaissent de façon précoce, restent indépendantes et puissent s'accroître par la périphérie aussi bien en surface qu'en épaisseur. L'individualisation des composants osseux du neurocrâne aurait donc été corrélative d'un changement notable dans la physiologie de la croissance. En outre, les pièces osseuses du neurocrâne devenues indépendantes ont pu évoluer pour leur propre compte d où les innombrables adaptations morphologiques que l on constate chez les Téléostéens actuels et dont la réalisation aurait probablement été impossible si le neurocrâne adulte était resté ce qu'il était chez les Actinoptérygiens primitifs, une simple solidification massive du chondrocrâne embryonnaire ou juvénile.

A. Région ethmoidienne

Dans le massif cartilagineux ethmoïdien des Téléostéens peuvent apparaître trois centres d'ossification : deux pairs, le préethmoïde et le parethmoïde et un impair, l hypoethmoïde. A ces ossifications de cartilage, qui appartiennent en propre au neurocrâne, sont en outre associées des ossifications qui paraissent avoir été primitivement dermiques, et qui le sont encore dans certains cas, mais qui ont contracté des rapports plus ou moins étroits avec le cartilage ou les os de cartilage sous-jacents ; ce sont le supraethmoïde au-dessus de l hypoethmoïde et le préfrontal au-dessus du parethmoïde.

Le préethmoïde est une petite ossification paire qui se développe parfois dans les cornes préethmoïdiennes ou les coins antéro-latéraux de la plaque ethmoïdienne. Un préethmoïde typique existe chez *Esox lucius* (Swinnerton, 1902) ; il en a également été signalé un chez les *Belonidae*, certains *Clupeidae* tels que *Sardinops*, *Pomolobus* (Starks, 1926) et un *Cyprinidae*, *Notropis bifrenatus* (Harrington, 1955). Le fait qu'un os homologue soit connu chez *Amia calva* et plusieurs Holostéens fossiles permet de considérer la présence d'un préethmoïde comme un caractère archaïque conservé seulement dans quelques rares lignées téléostéennes.

L'hypoethmoïde est une ossification impaire qui se développe dans le septe internasal ou dans la région rostrale donc tout à fait à l'avant de la région ethmoïdienne du crâne ; le supraethmoïde est une ossification de membrane paire ou impaire qui se forme dorsalement à la précédente. Mais ces deux ossifications sont rarement distinctes ; elles se soudent le plus souvent au cours de l embryogenèse et l une des deux peut avoir disparu. A l examen d un crâne adulte il est parfois bien difficile de dire s'il s'agit d'un os à deux composants, ou d'un hypoethmoïde seul ou d'un supraethmoïde qui s'est enfoncé et a fini par envahir une partie du cartilage ethmoïdien. Dans les cas douteux, chaque fois que le mode de développement reste inconnu, il est préférable de désigner l'ossification définitive du nom d'ethmoïde médian ou mésethmoïde qui peut également servir pour désigner l'ensemble des deux composants lorsqu'ils sont soudés.

Chez les *Coregonus*, les deux os existent et restent bien distincts. L'hypoethmoïde a la même forme chez toutes les espèces, il comprend une partie

Source : MNHN, Paris

dorsale élargie et une crête ventrale médiane qui s'enfonce dans l'épaisseur du septe internasal. Chez *Coregonus cylindraceus*, le supraethmoïde recouvre et déborde même l'hypoethmoïde ; chez *Coregonus lavaretus* il est presque aussi large que l'hypoethmoïde vers l'arrière, mais nettement plus étroit vers l'avant. Ajoutons que l'ensemble est représenté accompagné de deux petits ossicules latéraux dont il n'est pas fait mention dans la description et dont il est par conséquent impossible de dire s'ils doivent être rattachés

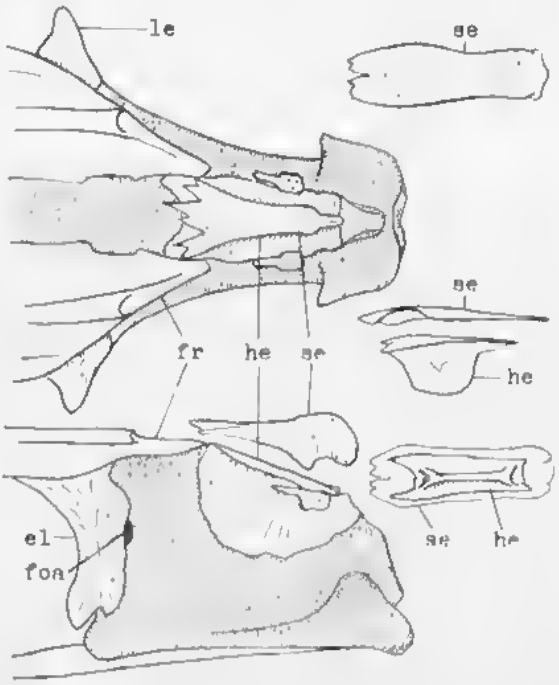


FIG. 25. — Région ethmoïdienne du crâne de *Coregonus lavaretus*, vue dorsale en haut à gauche et vue latérale en bas à gauche, parties cartilagineuses pointillées. A droite, supraethmoïde et hypoethmoïde de *Coregonus cylindraceus*, vue dorsale en haut (le contour de l'hypoethmoïde en pointillé), vue latérale au milieu et vue ventrale en bas (d'après BERG, 1955) ; el, ethmoïde latéral ; fon, *foramen olfactorium advehens* ; fr, frontal ; he, hypoethmoïde ; se, supraethmoïde.

au supraethmoïde ou à l'hypoethmoïde (BERG, 1955). Chez les *Stenodus*, il existe également un supraethmoïde et un hypoethmoïde indépendants (TCHERNAVIN, 1938). Chez *Salmo salar*, au stade de 31 mm, le périoste inférieur du supraethmoïde n'est pas distinct du périchondrium du septe internasal (DE BEER, 1937) mais il s'agit là d'un contact secondaire car un véritable hypoethmoïde fait régulièrement défaut chez *Salmo salar*, *Salmo irideus* et les formes d'eau douce de *Salmo trutta*. Chez les formes migratrices de *Salmo trutta* des ossifications plus ou moins développées ont été trouvées dans le cartilage ethmoïdien ; elles sont particulièrement fréquentes

Source : MNHN, Paris

et importantes chez *Salmo trutta caspius* et représentent vraisemblablement les vestiges de l'hypoethmoïde (Tchernavin, 1938). On trouverait donc chez les *Salmonidae* tous les stades de régression de l'hypoethmoïde, et la transformation du supraethmoïde en ossification périchondrale.

Dans le sous-ordre des *Opisthoprocloidei*, proche de celui des *Salmonoidei*, les genres *Thaleichthys*, *Spirinchus* et *Bathylagus* possèdent deux os impairs, probablement homologues de l'hypoethmoïde et du supraethmoïde, qui restent séparés par du cartilage alors que chez le genre *Argentina* ces deux os sont ankylosés antérieurement (Chapman, 1912). *Osmerus eperlanus*, forme également voisine des *Salmonidae*, possède aussi un hypoethmoïde et un supraethmoïde mais ce dernier est pair (Starks, 1926). Il en est de

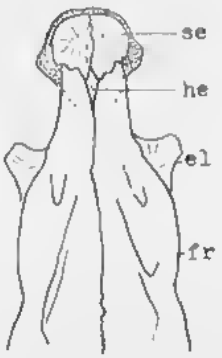


Fig. 26. — Région ethmoïdienne du crâne d'*Osmerus eperlanus*, en vue dorsale (d'après Starks, 1926) ; el, ethmoïde latéral ; fr, frontal ; he, hypoethmoïde (contour en trait interrompu) ; se, supraethmoïde pair.

même chez *Esox*, et chez *Ameiurus nebulosus* l'hypoethmoïde, ossification périchondrale dans le septe internasal, est fusionné avec le supraethmoïde, ossification intramembraneuse qui paraît être d'origine paire (De Beer, 1937). Chez beaucoup de Téléostéens le supraethmoïde n'entre que tardivement en contact avec le neurocrâne. Chez *Exocoetus* au stade de 23 mm le supraethmoïde est complètement séparé du cartilage sous-jacent (Lasdin, 1913). Il en est de même chez *Hemirotis niloticus* au stade de 33 mm (Daget et d'Aubenton, 1957) et chez *Gadus merlangus* au stade de 16 mm ; chez cette dernière espèce, c'est seulement au stade de 33 mm que le supraethmoïde entre partiellement en contact avec le cartilage et semble même l'envahir légèrement (De Beer, 1937). Chez *Scomber*, il n'y aurait qu'un hypoethmoïde (Swinnerton, 1902), mais dans la majorité des cas où la présence de deux composants n'a pu être établie, c'est l'hypoethmoïde qui a plus ou moins complètement disparu au profit du supraethmoïde.

Le supraethmoïde, pair ou impair, aurait été à l'origine un os à canal traversé par la commissure ethmoïdienne, branche de canal sensoriel dont la présence aurait été générale chez les Actinoptérygiens primitifs. Les *Elopidae* et certains *Clupeidae* possèdent encore un véritable canal au niveau

Source : MNHN, Paris

du supraethmoïde, alors que chez *Salmo* on ne trouve plus qu'une ligne de fossettes (Devillers, 1947). On verra plus loin qu'un os à canal primitivement à deux composants peut se transformer en un os de membrane pur lorsque les neurosmastes qui lui étaient associés disparaissent ou perdent leur pouvoir d'invagination et leur activité ostéogène. Le supraethmoïde serait le membranodermique d'un ancien os à canal dont le neurodermique aurait disparu. Secondairement l'os aurait migré en profondeur et dans certaines lignées téléostéennes serait devenu périchondral et tendrait à se substituer à l'hypoethmoïde en régression. Cette interprétation est en accord avec ce que l'on sait actuellement concernant la phylogenèse et l'ontogenèse des os dermiques, et diverses phases du processus évolutif impliqué sont rappelées dans l'embryogenèse de l'ethmoïde médian de certains Téléostéens.

Le parethmoïde est une ossification paire qui apparaît sous forme d'une lamelle périchondrale au niveau de la lame orbitonasale ; elle s'étend ensuite plus ou moins dans le cartilage ethmoïdien, limite antérieurement l'orbite, sépare celle-ci de la cavité nasale et pousse souvent une apophyse latérale préorbitaire sur laquelle vient s'appuyer le frontal. Les parethmoïdes droit et gauche peuvent rester séparés l'un de l'autre par du cartilage comme chez *Salmo*, ou se toucher sur la ligne médioventrale comme chez *Mene* ou sur la ligne médiodorsale comme chez *Prionotus* (Devillers, 1958). Chez *Aulastomatomorpha*, les deux parethmoïdes ont été décrits soudés entre eux et à l'ethmoïde médian de façon à former une seule ossification allongée où aucune suture n'est visible (Lloyd, 1906).

Souvent le parethmoïde proprement dit paraît soudé à un os de membrane, auquel on réserve le nom de préfrontal ; l'ensemble des deux composants est souvent appelé ethmoïde latéral.

Chez *Gadus merlangus* l'ébauche périchondrale du parethmoïde est en continuité avec une lamelle osseuse intramembraneuse ; cette lamelle s'étend latéralement entre l'orbite et la cavité nasale et semble s'ossifier la première mais il n'est pas certain qu'à l'origine elle soit distincte du parethmoïde (De Beer, 1937). Chez *Ameiurus nebulosus*, le parethmoïde est dit soudé au préfrontal (Kindred, 1919). Les *Clariidae*, dont le crâne est fortement aplati et entièrement ossifié dans sa région ethmoïdienne, possèdent un ethmoïde médian et un ethmoïde latéral à surface dorsale ornementée de granulations exactement comme les os dermiques de la voûte crânienne. L'existence d'un supraethmoïde et d'un préfrontal soudés à l'hypoethmoïde et au parethmoïde ne paraît guère douteuse. A noter que le préfrontal des *Clariidae* est intercalé entre le frontal et le nasal, de sorte que le canal sensoriel supraorbitaire passe au-dessus de lui. Mais il s'agit d'un simple rapport topographique, le préfrontal n'étant jamais et n'ayant jamais été embryologiquement un os à canal. Chez les Pleuronectiformes on admet également l'existence des deux composants parethmoïde et préfrontal ; après la version somatique, l'ensemble participe, sur la face nadirale, à la formation de la crête pseudomédiane.

Il est vraisemblable que le préfrontal existait chez les formes ancestrales des Téléostéens comme os dermique indépendant ; peut-être faisait-il partie de la série des os supraorbitaires que l'on connaît chez beaucoup

Source : MNHN, Paris

d'Actinoptérygiens primitifs. Ce préfrontal aurait subi, au cours de l'évolution une migration en profondeur qui l'aurait amené à envahir le périchondrium sous-jacent et à se souder au parethmoïde. Chez certains Téléostéens, le préfrontal manque totalement alors que le parethmoïde est presque toujours présent ; son absence n'a été signalée que chez les Anguilliformes (Trewavas, 1932) et les Saccopharyngiformes (Tchernavin, 1917).

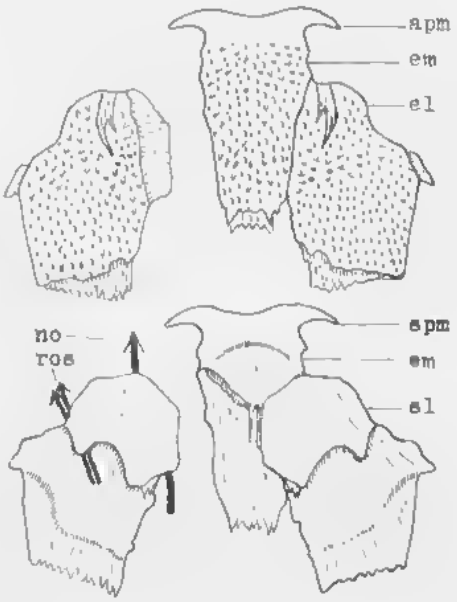


Fig. 27. — Région ethmoïdienne entièrement ossifiée du neurocrâne de *Clarias anguillaris*, vue dorsale en haut, vue ventrale en bas (original). A gauche, l'ethmoïde latéral a été représenté séparément ; les flèches indiquent les canaux pour le tractus olfactif et le nerf ophtalmique superficiel ; apm, apophyses sur lesquelles viennent s'appuyer les prémaxillaires ; em, ethmoïde médian (supraethmoïde visible dorsalement, hypoethmoïde visible ventralement) ; el, ethmoïde latéral (préfrontal visible dorsalement, paraethmoïde visible ventralement ; no, trajet du nerf olfactif à travers le parethmoïde ; ros, trajet du *Ramus ophthalmicus superficialis* à travers le parethmoïde.

Pour résumer les grandes lignes de l'évolution de la région ethmoïdienne du neurocrâne des Téléostéens, on peut dire que la régression de l'ossification s'y manifeste sous deux aspects différents :

1° réduction progressive pouvant aller jusqu'à la disparition totale des ossifications de cartilage primitivement au nombre de cinq : les préethmoïdes sont rarement conservés, l'hypoethmoïde existe encore souvent et les parethmoïdes n'ont disparu qu'exceptionnellement ;

2° incorporation d'éléments dermiques, supraethmoïde et préfrontaux, primitivement indépendante mais ayant migré en profondeur jusqu'à entrer en contact avec le cartilage et à envahir plus ou moins celui-ci de façon à consolider et à relayer les ossifications enchondrales en régression.

Source : MNHN, Paris

B. Région orbito-temporale

La région orbito-temporale du crâne des Téléostéens peut comprendre trois éléments osseux, deux pairs, l'orbitosphénoïde et le pleurosphénoïde, dit aussi ptérosphénoïde ou parfois ptérygosphénoïde, et un médian, le basisphénoïde ou complexe propitutal. L'orbitosphénoïde et le pleurosphénoïde se développent généralement comme des ossifications périchondrales, la première au niveau de la racine préoptique et du septe interorbitaire lorsque celui-ci existe, la seconde plus en arrière en relation avec la partie postérieure de la *taenia marginalis*. Ces deux os forment donc la paroi du *ramus ramii*, au-dessus du parasphénoïde, depuis l'ethmoïde latéral jusqu'à la capsule otique. Mais la voûte du crâne, recouverte par

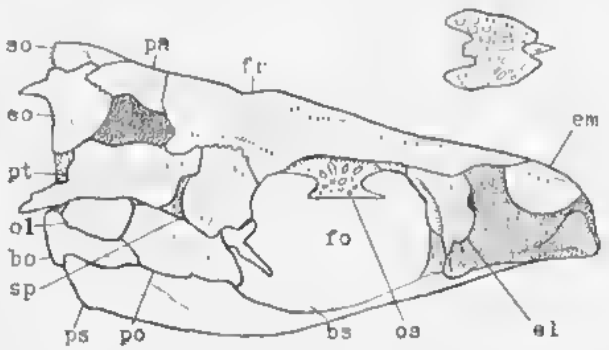


Fig. 28. — Crâne de *Coregonus lavaretus* en vue latérale, parties cartilagineuses pointillées ; en haut à droite, vue ventrale de l'orbitosphénoïde (d'après Berg, 1955) ; bo, basioccipital ; bs, basisphénoïde ; ol, ethmoïde latéral ; em, ethmoïde médian ; eo, épiotique ; fo, fenêtre optique ; fr, frontal ; ol, occipital latéral ; os, orbitosphénoïde ; pa, pariétal ; po, prootique ; ps, parasphénoïde ; pt, ptéroïdique ; so, supraoccipital ; sp, sphénotique.

les os dermiques frontaux toujours bien développés, reste cartilagineuse ou membraneuse. On donne le nom de fenêtre optique à l'ouverture par laquelle passent les nerfs optiques et qui est limitée sur le crâne osseux par le parasphénoïde, les orbitosphénoïdes, les pleurosphénoïdes et le basisphénoïde ou seulement par certains de ces os. La fenêtre optique est plus ou moins vaste et obturée par une membrane qui prolonge vers l'arrière le septe interorbitaire. Elle peut manquer complètement notamment lorsque le crâne est platytrabique ; il n'y a alors qu'un *foramen opticum*.

Du fait que la paroi cartilagineuse du crâne dans la région orbitaire, et principalement la *pila lateralis*, est peu ou pas développée chez les Téléostéens, l'orbitosphénoïde et le pleurosphénoïde ont tendance à se transformer partiellement en ossifications intramembraneuses ou à disparaître. Chez *Coregonus* par exemple, les deux orbitosphénoïdes soudés l'un à l'autre sont très réduits. Chez *Salmo*, ils sont un peu plus développés, puisqu'ils entourent complètement les *foramen olfactorium evehens*, mais ils n'arrivent

Source : MNHN, Paris

pas jusqu'au parasphénoïde. La soudure des deux orbitopsphénoïdes est fréquente chez les Téléostéens qui, à l'état adulte, possèdent alors une ossification orbitosphénoïde impaire. Chez *Salmo* le pleurosphénoïde est encore plus réduit que l'orbitosphénoïde ; il apparaît d'ailleurs tardivement, pas avant le stade de 40 mm chez *Salmo salar* (De Beer, 1937). Il entoure

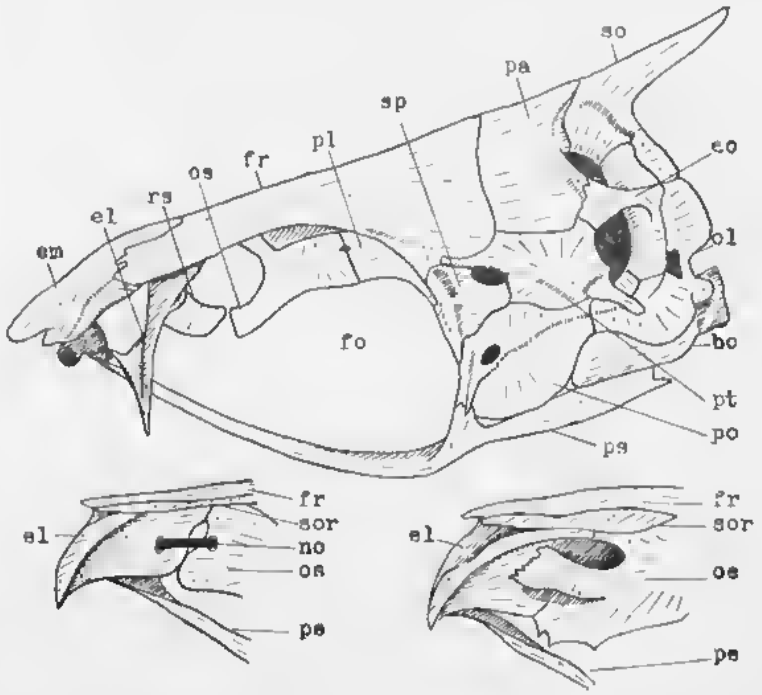


Fig. 20. — Neurocrâne de *Brycon meeki*, vue latérale en haut (d'après Weitzman, 1962) ; en bas, vue latérale du *cavum orbitonasale* d'un *Ilestes leuciscus* à gauche et d'un *Alestes baremoze* à droite (d'après Monod, 1950), le nerf olfactif traverse librement le *cavum orbitonasale* dans le premier et est entouré d'un tube osseux dans le second ; bo, basi-occipital ; el, ethmoïde latéral ; em, ethmoïde médian ; eo, épiotique ; fo, fenêtre optique ; fr, frontal ; no, nerf olfactif ; ol, occipital latéral ; os, orbitosphénoïde ; pa, pariétal ; pl, pleurosphénoïde ; po, prootique ; ps, parasphénoïde ; pt, ptérotique ; rs, rhinosphénoïde ; so, supraoccipital ; sor, supraorbitaire ; sp, sphénotique. Les *Characidae* n'ont pas de basisphénoïde.

les orifices de sortie du nerf trochléaire et du *Ramus ophthalmicus* du trijumeau et occupe par conséquent une partie du territoire où devrait se trouver la *pila lateralis* si celle-ci n'avait pas disparu. L'orbitosphénoïde manque chez tous les Percifarmes, dans les genres *Ophicephalus*, *Synbranchus*, *Osteoglossum*, *Chanos* (Ridewood, 1902), *Cromeria* (d'Aubenton, 1961), etc...

Le rhinosphénoïde est une petite ossification située entre les parethmoïdes et les orbitosphénoïdes et qui n'a jamais été signalée que chez certains *Characidae* (Starks, 1926). Chez *Brycon meeki*, au stade de 32 mm, le rhinos-

Source : MNHN, Paris

phénoïde se compose de deux lamelles périchondrales de chaque côté du septe médian cartilagineux ; ces deux lamelles se soudent ultérieurement par leur bord dorsal de façon à former une ossification impaire dont le bord antérieur s'avance jusqu'entre les deux parethmoïdes et dont le bord postérieur touche l'extrémité antéro-ventrale médiane des orbitosphénoïdes eux-mêmes soudés en un os impair. Le fait que le rhinosphénoïde ne soit connu que chez certains genres sud-américains de la sous-famille des *Characininae* (Weitzman, 1962) semble indiquer que la présence de cet os n'a aucune signification phylogénétique. Il est possible qu'il s'agisse de l'extrémité antérieure des orbitosphénoïdes secondairement fragmentée et individualisée.

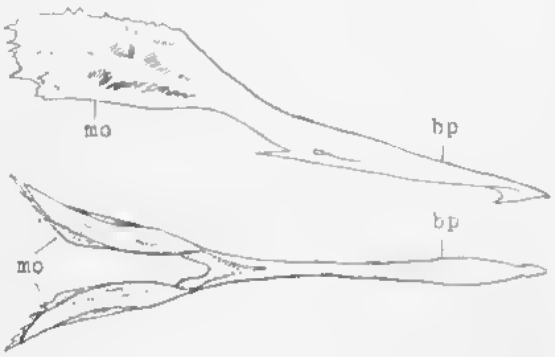


Fig. 30. — Basisphénoïde de *Labeo niloticus*, vue latérale en haut, vue dorsale en bas (original) ; bp, partie correspondant au bélophragme et dont l'extrémité antérieure (à droite) s'appuie sur le parasphénoïde ; mo, parties correspondant aux méningostes s'appuyant sur les prootiques.

Le pleurosphénoïde est plus constant mais dans le groupe des Pleuronectiformes on trouve tous les stades de régression de cet os. Les pleurosphénoïdes sont bien développés chez les *Psettodoidei* qui possèdent en outre un basisphénoïde, soudé à une crête interne des pleurosphénoïdes. Les *Pleuronectoidei* n'ont pas de basisphénoïde et parmi eux les genres *Pleuronectes*, *Achirus* et *Rhombosolea* ont également des pleurosphénoïdes bien développés ; les crêtes internes peuvent alors acquérir une extension plus grande que dans les cas où existe un basisphénoïde et entrer en contact l'une avec l'autre sur la ligne médiane de façon à constituer un pont osseux propituitaire pleurosphénoïdien, séparant le *cavum cranii* du myodome. Dans le genre *Scophthalmus* les pleurosphénoïdes sont de taille réduite et restent bien séparés. Enfin dans les genres *Sauaris*, *Solea* et *Cynoglossus* ils ont complètement disparu (Chabanaud, 1936). Les pleurosphénoïdes de même que les orbitosphénoïdes manquent chez des formes à crâne peu ossifié comme les *Meleopidae*, les Saccopharyngiformes et les *Monognathus*.

Le basisphénoïde est un os complexe. Chez *Salmo* il se forme à partir de trois centres d'ossification distincts : le bélophragme, médian et impair, apparaît dans le septe interorbitaire membraneux, à l'entrée du myodome

Source : MNHN, Paris

postérieur ; les deux méningostes apparaissent de chaque côté, dans la dure-mère, au contact du bord antérieur de la commissure latérale. La réunion de ces trois composants constitue finalement un os de membrane en forme d'Y, dont le pédicule rostral s'appuie vers l'avant sur la face dorsale du parasphénoïde et sépare les muscles oculaires du côté droit de ceux du côté gauche. Les deux branches de la fourche s'appuient sur les prootiques et constituent le toit du myodome postérieur en même temps que la limite antérieure de la fenêtre pituitaire. On notera que ce basisphénoïde est rostral par rapport à l'hypophyse, dorsal par rapport aux carotides et qu'il forme le véritable plancher du *cavum cranii*. Une ossification de ce type existe chez bon nombre de Téléostéens, mais on connaît également des variantes : le méningoste peut être unique, ne pas se souder au bélophragme ou avoir disparu ; le bélophragme lui-même peut se souder au parasphénoïde dont il constitue alors une crête médio-dorsale, ou ne pas atteindre cet os et n'y être rattaché que par une membrane, ou même avoir disparu.

La présence ou l'absence de basisphénoïde est souvent donnée comme un caractère de certains ordres ou de certaines familles. Il s'agit évidemment de l'ensemble du complexe propituital tel qu'il a été décrit ci-dessus. Mais en fait il convient de préciser les divers stades de régression par lesquels passe ce complexe avant disparition complète. Chez *Psettodes belcheri*, le basipshénoïde est représenté par un méningoste et un bélophragme reliés l'un à l'autre par du tissus fibreux, alors que chez *Psettodes erumei* il n'y a plus de bélophragme, le processus rostral du méningoste étant seulement un peu plus allongé (Chabanaud, 1936). Mais en général ce sont les méningostes qui ont tendance à disparaître les premiers. Chez *Ameiurus nebulosus* par exemple une ossification se développe dans la membrane qui ferme la fenêtre hypophysaire dorsalement aux trabécules ; sur le crâne adulte elle est soudée à la face dorsale du parasphénoïde et s'étend entre les bases des deux pleurosphénoïdes depuis les orbitosphénoïdes jusqu'aux prootiques (Kindred, 1919). Chez *Anguilla vulgaris* on a signalé également une ossification de membrane juste au-dessus du parasphénoïde et en avant du pleurosphénoïde (Torlitz, 1922). De même chez *Omosudis lowei* il existe une petite ossification médiane isolée au-dessus du parasphénoïde et en avant des prootiques (Parr, 1929). Ces éléments paraissent devoir être homologués au bélophragme. On notera également l'anomalie individuelle d'un *Esox lucius* dont le basisphénoïde était réduit au seul bélophragme représenté par une pièce osseuse verticale et triangulaire attachée au parasphénoïde (Chabanaud, 1936).

Par contre l'étude du développement a confirmé la disparition de tout vestige du complexe propituital chez *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton, 1902), *Gadus merlangus* (De Beer, 1937), *Callichthys callichthys* (Hoedeman, 1960), *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957). Le basisphénoïde manque en outre chez les *Chanoidei*, *Cromeria nilotica*, les *Mormyroidei*, les *Mastacembelidae*, les Lophiiformes, les *Alepidae*, les Saccopharyngiformes, *Monognathus*, etc...

Certains auteurs ont considéré comme sujette à caution l'homologie du complexe propituital des Téléostéens, ayant une origine intramembra-

Source : MNHN, Paris

neuse, avec le basisphénoïde des Actinoptérygiens primitifs fossiles qui paraît avoir été un os de cartilage assez massif. Il y a lieu de rappeler ici que le chondrocrâne des Téléostéens est précisément caractérisé par une régression précoce et généralisée des structures cartilagineuses dans la région considérée. L'ossification correspondante, primitivement périchondrale et également frappée de régression, se serait fragmentée et transformée en os de membrane avant de disparaître. D'ailleurs on trouve encore des vestiges de cartilage associés dans certains cas au basisphénoïde. C'est ainsi qu'un noyau cartilagineux a été signalé dans le basisphénoïde d'*Exocoetus* (Lasdin, 1913) et que l'extrémité antéro-ventrale du basiphénoïde d'*Argentina* a été décrite attachée au parasphénoïde par l'intermédiaire de cartilage (Chapman, 1912).

En résumé, dans la région orbito-temporale du neurocrâne des Téléostéens, la régression de l'ossification se traduit à la fois par une tendance à la réduction et à la disparition des éléments osseux, et par une transformation des ossifications périchondrales en ossifications intramembraneuses. Ce dernier processus étant apparemment une conséquence de la déficience du cartilage dans la région considérée, que ce cartilage ne se forme pas, comme dans la paroi latérale du *cavum cranii*, ou qu'il se résorbe précocement, comme à la base du chondrocrâne.

C. Région otique

La région otique du neurocrâne des Téléostéens comprend cinq ossifications paires : l'autosphénotique, le prootique, l'autoptérotique, l'épiotique et l'intercalaire. Les quatre premières sont des ossifications périchondrales régulièrement présentes et qui participent à l'enveloppement du labyrinthe membraneux ; la cinquième est un os de membrane, d'importance variable, et qui fait souvent défaut.

L'autosphénotique apparaît sous forme d'une lamelle périchondrale au niveau de l'apophyse postorbitaire et du canal semi-circulaire antérieur au-dessus de la commissure latérale. Chez *Salmo salar* au stade de 30 mm et chez *Gadus merlangus*, cette lamelle est en réalité double, se développant simultanément sur la face externe et sur la face interne de la capsule otique (De Beer, 1937). L'apophyse postorbitaire osseuse de l'autosphénotique est souvent très saillante ; elle sert de point d'insertion au muscle constricteur dorsal de l'arc mandibulaire et soutient des os dermiques de la voûte crânienne, soit l'extrémité postérolatérale du frontal, soit un os de la série infraorbitaire appelé dermosphénotique, soit les deux. Le dermosphénotique est parfois soudé à l'autosphénotique, comme chez *Dactylopterus* (Allis, 1909) et les *Siluroidei*. Typiquement, la partie antéro-supérieure de l'hyomandibulaire s'articule dans une fossette de la paroi osseuse latérale du crâne, située à la limite entre l'autosphénotique et le prootique. Mais il y a des cas où l'articulation est reportée plus haut et n'intéresse que l'autosphénotique, comme chez certains *Siluroidei* ; ceci paraît dû à un glissement secondaire de l'articulation de l'hyomandibulaire.

Le prootique se forme à partir d'un centre d'ossification situé à la

Source : MNHN, Paris

base de la paroi antéro-latérale de la capsule otique. Chez *Salmo salar* au stade de 24 mm (De Beer, 1937), *Gasterosteus aculeatus* aux stades de 11 à 25 mm (Swinnerton, 1902) et *Cyclopterus lumpus* au stade de 6 mm, une double lamelle périchondrale apparaît, comme pour l'autosphénotique, sur la face interne et sur la face externe de la paroi cartilagineuse. Chez *Cyclopterus lumpus*, la lamelle interne est mieux développée que l'externe (Uhlmann, 1921). Chez *Heterotis niloticus* au stade de 14 mm, le centre d'ossification se trouve au point d'insertion de la musculature hyomandibulaire (Daget et d'Aubenton, 1957). En général le prootique enveloppe une partie du canal semi-circulaire antérieur et de l'*utriculus* ainsi que la partie antérieure du canal horizontal ; l'ossification s'étend en outre à la commissure latérale et au pont prootique lorsque ces structures existent. Mais la forme et l'extension du prootique varient beaucoup dans l'ensemble des Téléostéens.

Chez les *Siluroidei* qui n'ont pas de commissure latérale et dont le basisphénoïde est très réduit ou totalement absent, le prootique est relativement simple. Il est réuni par des sutures au parasphénoïde et au basioccipital ventralement, à l'autosphénotique et à l'autoptérotique dorsalement, à l'occipital latéral postérieurement et à son symétrique, médianement. Le bord antérieur du prootique, conjointement avec l'autosphénotique et le parasphénoïde, limite un large *foramen* par lequel les nerfs oculomoteur, trochléaire, abducens, trijumeau et facial sortent du crâne et par lequel passent également la carotide interne et une veine céphalique drainant le cerveau moyen. Il n'y a pas de canal jugulaire et la veine jugulaire est entièrement extérieure au prootique. Cette disposition s'observe notamment chez *Clarias lazera* (Nawar, 1951).

Chez *Salmo* qui possède une commissure latérale et un basisphénoïde typiques, la structure du prootique est plus complexe. Morphologiquement on peut y distinguer les éléments suivants :

1° une lame osseuse externe qui constitue la paroi latérale du canal jugulaire dans lequel passent la veine jugulaire et une artère orbitaire ;

2° une lame osseuse interne ou septe cérébral qui recoupe en deux la chambre trigémino-faciale embryonnaire et sépare la *pars jugularis* d'une *pars ganglionaris secundaria*. Cette lame isole en outre le *Truncus hyoideomandibularis* des branches nerveuses maxillo-buccales. Il s'agit là d'une formation purement osseuse et par conséquent nullement homologue de la commissure préfaciale dont le chondrocrâne des Téléostéens est toujours dépourvu. Les ganglions des nerfs trijumeau et facial sont logés entre la dure-mère et la lame interne du prootique ;

3° un processus mésal antérieur qui rejoint l'extrémité postéro-latérale du basisphénoïde (méningoste), l'ensemble isolant la chambre trigémino-faciale du myodome ;

4° un processus mésal postérieur, correspondant au pont prootique cartilagineux, et qui touche médianement son symétrique ; ainsi se trouve délimitée caudalement la fenêtre pituitaire qu'obture la dure-mère. Le bord antérieur de ce processus osseux est traversé par le nerf palatin et le nerf abducens. Le *Truncus hyoideomandibularis* sort par l'ouverture posté-

Source : MNHN, Paris

rieure du canal jugulaire. Le *Ramus oticus facialis* possède un *foramen* particulier au-dessus du canal jugulaire. Les autres branches du complexe trigémino-facial empruntent l'ouverture antérieure de la chambre trigémino-faciale que borde latéralement l'ossification prootique.

Tous les éléments qui viennent d'être décrits chez *Salmo* ne sont pas toujours présents. Par exemple la lame interne manque chez *Leuciscus*

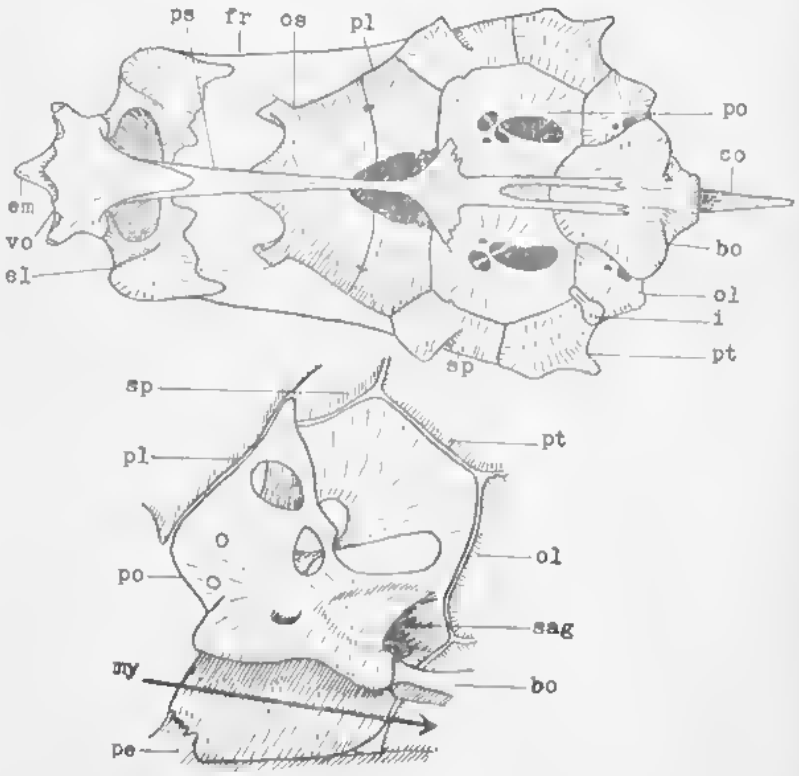


FIG. 31. — Neurocrâne de *Brycon meeki* en vue ventrale, l'intercalaire droit a seul été représenté ; en bas, vue interne du prootique droit (d'après WEITZMAN, 1962) ; bo, basioccipital ; el, ethmoïde latéral ; em, ethmoïde médian ; fr, frontal ; i, intercalaire ; my, myodome ; ol, occipital latéral ; os, orbitosphénoïde ; pl, pleurosphénoïde ; po, prootique ; ps, parasphénoïde ; pt, ptérotique ; sag, processus antérieur du *sacculus* où se trouve logée en partie la *sagitta* ; su, supraoccipital ; sp, sphénotique ; vo, vomer.

(HUBENDICK, 1912) et *Gasterosteus*. Les *Cyprinoidei* et les *Characoidei*, dépourvus de basisphénoïde, n'ont pas de processus mésal antérieur de sorte que la chambre trigémino-faciale n'est pas isolée du myodome. Par contre chez *Thynnus* c'est le processus mésal postérieur qui fait défaut et la fenêtre pituitaire est complètement entourée par le basisphénoïde (DEVILLERS, 1958). Chez *Heterotis niloticus*, la lame externe délimite en fait trois canaux : un horizontal antérieur dans lequel passe la veine jugulaire

Source : MNHN, Paris

et l'artère afférente pseudobranchiale, un horizontal postérieur où passe seulement la veine jugulaire et un vertical emprunté par l'artère afférente pseudobranchiale (Daget et d'Aubenton, 1957). Du fait que le *Truncus hyoideomandibularis* sort entre les deux canaux horizontaux, c'est l'antérieur seul qui correspond au canal jugulaire de *Salmo*.

Chez les *Clupeidae*, le prootique forme une bulle osseuse dont la cavité interne est divisée en deux par une membrane élastique ; d'un côté se trouve une chambre périlymphatique et de l'autre la vésicule dite prootique qui est un diverticule de la vessie gazeuse. Chez les *Holocentridae*, la fenêtre crânienne en contact avec le diverticule de la vessie gazeuse est bordée d'un côté par le prootique et de l'autre par le basioccipital et l'occipital latéral (Starks, 1908).

L'autoptérotique apparaît sous forme d'une lamelle périchondrale au niveau de la partie postérieure du canal semi-circulaire horizontal, en arrière de l'autosphénotique. Chez *Salmo salar* au stade de 26 mm et chez *Gadus merlangus* une lamelle osseuse se développe à la fois sur la face interne et sur la face externe de la paroi cartilagineuse (De Beer, 1937), ce qui paraît être une modalité assez générale de l'ossification de la paroi crânienne. Typiquement la partie postéro-supérieure de l'hyomandibulaire s'articule dans une fossette de la face externe latérale de l'autoptérotique, fossette qui n'est que le prolongement de celle signalée précédemment sur l'autosphénotique pour la partie antéro-supérieure de l'hyomandibulaire.

La face dorsale de l'autoptérotique est généralement recouverte par un os dermique, le dermoptérotique, qui est un os à canal en principe à deux composants. Chez *Salmo* et la plupart des *Cyprinidae*, l'autoptérotique et le dermoptérotique sont distincts à l'origine mais finissent par se fusionner. Chez *Ameiurus nebulosus* au stade de 32 mm (Kindred, 1919) et *Cyclopterus lumpus* au stade de 15 mm (Uhlmann, 1921) les deux ossifications sont déjà intimement soudées et difficiles à distinguer l'une de l'autre. On rencontre en fait tous les intermédiaires entre l'indépendance complète et la fusion *ab initio*, ce qui peut être interprété comme correspondant à divers stades de l'enfoncement de l'os dermique. Très souvent la soudure est si complète à l'état adulte qu'il est très difficile de dire quelles sont les parties de l'os qui proviennent de l'autoptérotique et celles qui proviennent du dermoptérotique. On peut alors utiliser le terme ptérotique pour désigner l'ensemble. Dans certains cas cependant, à la suite d'une régression du composant membranodermique, les deux éléments du ptérotique restent distincts. Par exemple chez *Nemachilus*, le membranodermique ayant disparu, le neurodermique ne se soude pas à l'autoptérotique sous-jacent (Lekander, 1919). Il en est de même semble-t-il chez *Exocoetus*, tout au moins au stade de 23 mm (Lasdin, 1913). Enfin chez *Cobitis* le neurodermique lui-même a disparu et il n'y a qu'un autoptérotique (Lekander, 1919).

Le ptérotique est souvent en relation avec la ceinture scapulaire secondaire et plus précisément avec l'*hyperclithrum* soit directement soit par l'intermédiaire d'un os dermique le posttemporal. Ce dernier est d'ailleurs parfois uni suturalement au neurocrâne comme chez certains *Siluroidei* et chez les Lophiiformes. L'autoptérotique des Tétraodontiformes constitue vers

Source : MNHN, Paris

l'arrière un puissant contrefort sur lequel vient s'appuyer l'*hyperclithrum*, cette articulation constituant un caractère important de l'ordre (Le Danois, 1959). Chez *Phractolaemus ansorgii* l'*hyperclithrum* s'articule aussi directement sur l autoptérotique (Thys van den Audenaerde, 1961). Une liaison identique entre l'*hyperclithrum* et le neurocrâne a en outre été signalée chez *Batrachoides d daclylus* et tous les Lophiiformes (Monod, 1960). On notera enfin que l'autoptérotique forme, chez les *Clupeidae*, une bulle osseuse autour de la vésicule dite ptérotique provenant secondairement du diverticule de la vessie gazeuse qui pénètre dans la capsule otique. Cependant cette bulle osseuse manque dans le genre *Spratella* (Berg, 1955). Chez les *Notopteridae* et les *Mormyridae* la fenêtre cranienne, qui subsiste chez l adulte au-dessus du diverticule de la vessie gazeuse, est bordée en partie par l'autoptérotique.

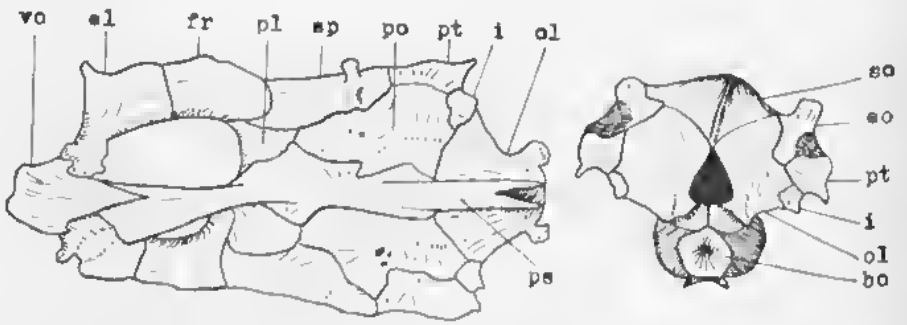


Fig. 32. — Neurocrâne d'un individu sénestre de *Psettodes erumei*, vue ventrale à gauche et vue postérieure à droite (d'après Chabanaud, 1933) ; bo, basioccipital ; el, ethmoïde latéral ; eo, épiotique ; fr, frontal ; i, intercalaire ; ol, occipital latéral ; pl, pleurosphénoïde ; po, prootique ; ps, parasphénoïde ; pt, ptérotique ; so, supraoccipital ; sp, antisphénotique ; vo, vomer.

L'épiotique apparaît en relation avec le canal semi-circulaire postérieur, à la partie postéro-dorsale de la capsule otique. Chez *Salmo*, il se développe à partir d'une double lamelle périchondrale, celle du côté interne de la paroi cartilagineuse étant de formation beaucoup plus tardive que celle du côté externe (De Beer, 1937). En principe, les épiotiques sont situés entre les autoptérotiques et les occipitaux latéraux et sont séparés l'un de l'autre par le supraoccipital médian. Cependant chez les Lophiiformes, dont c'est un caractère important, les épiotiques se rejoignent médianement en arrière du supraoccipital. Il en est de même chez certains Pleuronectiformes (Chabanaud, 1936). Les épiotiques des *Luvaroidei* se touchent également au-dessus du supraoccipital (Berg, 1955). L'épiotique forme souvent à l'arrière du neurocrâne une crête ou une apophyse saillante sur laquelle s'insèrent des muscles et des ligaments ou qui supporte une apophyse mésale du posttemporal comme chez *Ameiurus nebulosus* (De Beer, 1937), *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957), etc...

Source : MNHN, Paris

Chez les Téléostéens, l'épiotique est plus sujet à régression que les autres os de la région otique signalés précédemment. Il manque chez les *Ateleopidae*, caractérisés par l'absence d'un grand nombre d'os craniens. *Clarias anguillaris* possède un épiotique en position normale mais très petit alors que *Clarias lazera* en serait dépourvu (Nawar, 1942).

L'intercalaire des Téléostéens est un os qui se développe le plus souvent à l'extérieur de la capsule otique mais peut contracter des rapports plus ou moins étroits avec le cartilage sous-jacent. Dans un certain nombre de cas, c'est un petit os de membrane pur qui ne fait pas partie de la région otique proprement dite. Chez un *Characidae* primitif comme *Bryeon meeki*, l'intercalaire est à l'état adulte une petite plaque osseuse qui recouvre le point de jonction de l'autoptérotique, de l'occipital latéral et du prootique (Weitzman, 1962). Chez *Phractolaemus ansorgii* il recouvre l'endroit où l'épiotique, l'autoptérotique et l'occipital latéral se touchent (Thys van den Audenaerde, 1961). Il en est de même chez *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aurenton, 1957). Du fait que ces intercalaires sont séparés des ossifications périchondrales sous-jacentes par une couche de tissu conjonctif ou fibreux, il est impossible d'admettre qu'ils dérivent d'une ossification de cartilage et par conséquent de les assimiler à un opisthotique en régression.

Toutefois chez d'autres Téléostéens l'intercalaire est réellement incorporé à la région otique du neurocrâne. Chez les *Citharinidae* il est de petite taille et situé entre l'occipital latéral et l'autoptérotique. Il est un peu plus grand chez les *Salmonidae* et touche en outre l'épiotique. Chez les *Icelidae* il entoure le *foramen* du nerf vague et forme la bordure supérieure du *foramen magnum*. Chez les Gadiformes il est particulièrement grand, sépare le prootique de l'occipital latéral, entoure le *foramen* du nerf glossopharyngien et limite en partie celui du nerf vague. Or chez *Gadus merlangus* l'ossification intercalaire apparaît nettement à l'extérieur de la paroi cartilagineuse de la capsule otique, quoique très près du périchondrium et chez *Salmo salar* elle apparaît dans le ligament qui relie la face ventrale de l'occipital latéral à l'*hyperclithrum* (De Beer, 1937). On remarquera en outre que dans l'ensemble des *Characoidei* les *Citharinidae* correspondent à des formes spécialisées par rapport aux *Characidae* primitifs comme *Bryeon*.

L'incorporation de l'intercalaire à la région otique du neurocrâne serait donc secondaire ; il s'agirait encore une fois d'un os dermique qui aurait migré en profondeur et qui au terme de son évolution serait devenu périchondral, s'intercalant entre les os de cartilage de la région correspondante du neurocrâne. Chez *Cyclopterus lumpus* au stade de 11 mm l'intercalaire a été décrit comme une lamelle osseuse périchondrale dans sa partie dorsale mais encore intramembraneuse et extérieure au cartilage dans sa partie ventrale (Uhlmann, 1921). Tout ceci cadre bien avec ce qui a été exposé plus haut concernant le supraethmoïde et le préfrontal, bien que l'on ne voit guère quelle position superficielle l'intercalaire aurait pu occuper chez les Actinoptérygiens primitifs avant de s'enfoncer.

Un véritable opisthotique, os de cartilage situé en arrière du prootique et au-dessus de l'extrémité antérieure du basioccipital, a été décrit dans certaines lignées holostéennes. Les *Pachycormidae* possédaient à la fois

Source : MNHN, Paris

un opisthotique et un intercalaire (Rayner, 1948). Mais en fait l'occurence d'un opisthotique chez les Actinoptérygiens est exceptionnelle et rien ne permet de supposer qu'elle se soit jamais produite dans les lignées ayant abouti aux Téléostéens. Chez *Heterotis niloticus*, au stade de 14 mm un centre d'ossification périchondrale a été signalé sur la paroi interne du chondrocrâne, juste en avant du *foramen* du nerf vague (Daget et d'Aubenton, 1957). Ce centre d'ossification pourrait être considéré comme une ébauche d'opisthotique mais il ne s'individualise pas et se trouve incorporé à l'ossification de l'occipital latéral. L'absence d'un véritable opisthotique semble être un caractère général des Téléostéens, l'os parfois décrit sous ce nom étant en réalité un intercalaire. L'intercalaire manque dans un grand nombre d'ordres et de familles tels que les *Dachlopteridae*, les Lophiiformes, les *Pegasoidei*, les *Microstomidae*, les *Opisthoproctidae*, les *Gromeriidae*, les *Engraulidae*, les *Pantodontidae* qui se distinguent sur ce point des *Osteoglossidae* (Greenwood et Thomson, 1960), certains *Cyprinidae* et la plupart des *Siluroidei* bien qu'il ait été signalé chez *Callichthys callichthys* et *Hoplosternum thoracatum* chez lesquels il se développe tardivement (Hoedeman, 1960).

En résumé la région otique du neurocrâne des Téléostéens est protégée par un ensemble d'ossifications de cartilage remarquablement constantes. Le prootique, l'autosphénotique et l'autoptérotique sont toujours présents et l'épiotique n'a disparu qu'exceptionnellement. Un véritable opisthotique manque. Parfois dans le revêtement osseux de la capsule otique s'est intercalé un os de membrane, l'intercalaire. Mais ce dernier manque souvent ou est réduit à une petite pièce osseuse complètement indépendante de la paroi du neurocrâne.

D. Région occipitale

A la région occipitale du neurocrâne des Téléostéens se rattachent trois ossifications de cartilage, une paire l'occipital latéral et deux impaires le basioccipital et le supraoccipital. Ces ossifications participent plus ou moins à l'enveloppement de la partie postérieure du labyrinthe membraneux ; certaines d'entre elles, rarement toutes, entourent le *foramen magnum* et contribuent à assurer la liaison entre le neurocrâne et la colonne vertébrale.

Le basioccipital apparaît sous forme d'une ossification périchondrale à l'extrémité postérieure des paracordaux ou de la plaque basale, de chaque côté de la corde. Chez *Salmo salar* au stade de 21 mm, il existe une lamelle osseuse dorsale et une lamelle osseuse ventrale, chacune de ces lamelles étant elle-même divisée en deux par la corde. Les quatre rudiments osseux ne tardent pas à se fusionner lorsque la gaine de la corde est entourée par l'ossification. Vers l'avant le basioccipital atteint la fenêtre basicraniale ; vers l'arrière il forme le toit et la paroi latérale de la partie postérieure du myodome mais il est exclu de la bordure du *foramen magnum* entouré seulement chez *Salmo* par les occipitaux latéraux (De Beer, 1937).

Chez les Téléostéens ostariophyses, la partie supérieure du basioccipital

Source : MNHN, Paris

est creusée d'un logement pour le *sinus impar* et ses deux évaginations caudales dites *atria sinus imparis* et qui sont des espaces périlymphatiques s'étendant de part et d'autre des premières vertèbres autour des osselets de Weber. Ce logement est fermé dorsalement par une lamelle osseuse issue de l'occipital latéral et qui rejoint médianement sa symétrique. Chez les *Characoidei*, le basioccipital forme en outre, conjointement avec l'occipital latéral, une bulle osseuse renfermant l'otolithe lagénaire ou *asteriscus*. Cette bulle est particulièrement volumineuse dans le genre *Citharinus*. Chez les *Cyprinoidei*, les dents du pharyngien inférieur s'opposent au cours de la mastication à des apophyses pharyngiennes du basioccipital. Ces apophyses sont rudimentaires ou nulles chez les *Homalopteridae* ; elles sont mieux développées chez les *Cobitidae* et se recourbent vers le bas autour de l'aorte dorsale ; chez les *Catostomidae* les apophyses pharyngiennes se soudent au-dessous de l'aorte en une plaque perforée et retroussée sur les bords ; enfin chez les *Cyprinidae* la plaque est concave inférieurement et porte une plaque masticatrice de nature cornée contre laquelle viennent frotter les dents pharyngiennes inférieures.

La partie caudale du basioccipital sur laquelle vient s'articuler le centre de la première vertèbre libre, dite parfois pseudatlas, présente le plus souvent une cupule concave plus ou moins régulièrement circulaire. Parfois cependant comme chez certains Syngnathiformes la face articulaire osseuse est convexe ou hémisphérique. Indépendamment du fait que la région occipitale du neurocrâne dans son ensemble s'édifie à partir de mésomésenchyme correspondant à plusieurs segments, trois probablement chez les Téléostéens, de véritables éléments vertébraux sont parfois si étroitement associés au basioccipital qu'ils paraissent en faire partie intégrante. Chez *Heterotis niloticus* une vertèbre à peu près complète, comprenant un centre sur lequel s'articule une paire de côtes et un arc neural, est ankylosée au basioccipital. Au stade de 33 mm, on distingue encore facilement les noyaux cartilagineux des deux basidorsaux et des deux basiventraux entourés de tissu osseux (Daget et d'Aubenton, 1957). Chez les *Elopidae* et les *Albulidae* il existe aussi un centre vertébral plus ou moins soudé au basioccipital proprement dit (Ridewood, 1904). Le joint cranio-vertébral morphologique et fonctionnel se trouve alors, non pas entre le basioccipital et le centre vertébral qui lui est ankylosé, mais entre ce dernier et la vertèbre suivante.

L'occipital latéral apparaît au niveau de la *pila occipitalis* sous forme d'une lamelle périchondrale à la fois sur la face externe et sur la face interne du cartilage. L'ossification s'étend ensuite plus ou moins vers l'avant suivant le degré de développement des os de la région otique et vers l'arrière de façon intramembraneuse jusqu'à entourer le ou les nerfs occipitaux. C'est ainsi que chez *Salmo* l'occipital latéral présente trois *foramen*, un pour le nerf glossopharyngien, un pour le nerf vague et un pour le nerf occipital auquel correspondent trois racines ventrales. Les occipitaux latéraux d'*Ameiurus nebulosus*, de *Syngnathus fuscus* et de *Gadus merlangus* sont également percés d'un *foramen* pour le nerf occipital, mais chez *Gadus merlangus*, par suite de l'extension prise par l'intercalaire, l'occipital latéral ne limite que partiellement le *foramen vagum*. Chez *Gasterosteus aculeatus*

Source : MNHN, Paris

il existe un *foramen* pour un premier nerf occipital et sur le bord postérieur de l'occipital latéral une échancrure pour le passage d'un second nerf ; cette échancrure peut se fermer et constituer un second *foramen* chez les adultes (SWINNERTON, 1902). L'occipital latéral d'*Heterotis niloticus* est aussi percé de deux *foramen* pour deux nerfs occipitaux mais au stade de 33 mm, ces deux nerfs passent encore dans une échancrure du bord pos-

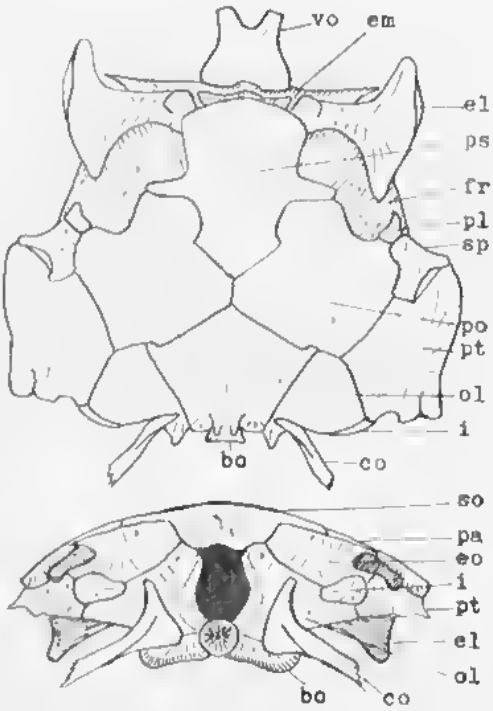


FIG. 33. — Neurocrâne de *Phractolaemus ansorgii*, vue ventrale en haut et vue postérieure en bas (d'après THYS van den AUDENAERDE, 1961) ; bo, basioccipital ; co, côtes céphaliques occipitales ; el, ethmoïde latéral ; em, ethmoïde médian ; eo, épiotique ; fr, frontal ; i, intercalaire ; ol, occipital latéral ; pa, pariétal ; pl, pleurosphénoïde ; po, prootique ; ps, parasphénoïde ; pt, ptérotique ; so, supraoccipital ; sp, sphénotique ; vo, vomer.

térieur de l'os ; l'arc neural de la vertèbre incorporée au basioccipital présente également un *foramen* pour le nerf spinal qui lui correspond (DAGET et D'AUBENTON, 1957).

Fréquemment les occipitaux latéraux forment de chaque côté du *foramen magnum* une apophyse articulaire sur laquelle vient reposer la prézygapophyse de la première vertèbre libre. Chez les *Moridae* l'occipital latéral est percé d'une fontanelle obturée par une membrane sur laquelle s'applique un diverticule de la vessie gazeuse (SVETOVIDOV, 1937). Enfin chez *Phractolaemus ansorgii*, une paire de côtes céphaliques s'insère sur les occipitaux latéraux (THYS van den AUDENAERDE, 1961).

Source : MNHN, Paris

Le supraoccipital apparaît sous forme d'une lamelle périchondrale à la fois sur la face dorsale et sur la face ventrale de la partie antérieure du *tectum synoticum* et de l'extrémité postérieure de la *taenia tecti mediatis* lorsque celle-ci existe et est soudée au *tectum synoticum*. Cette position très avancée du centre d'ossification explique que bien souvent le supraoccipital n'atteigne pas le bord du *foramen magnum*, soit que les occipitaux latéraux ou même les épiotiques l'en séparent soit que le *tectum posterius* reste en partie cartilagineux. Le supraoccipital s'étend en outre de façon intramembraneuse dans le septe médian qui sépare les masses musculaires droite et gauche. Cette dernière extension de l'os constitue la *crista media* qui peut être très haute comme dans le genre *Tilapia* ou prolongée vers l'arrière en une pointe falciforme comme dans le genre *Citharinus*.

Chez certains Téléostéens, la partie dorsale du supraoccipital est incorporée dans le revêtement dermique de la voûte cranienne, entre les pariétaux ou les extrascapulaires comme chez *Dactylopterus volitans* et *Ctenopoma kingsleyae* ou entre les dermoptérotiques comme chez les *Siluroidei*. Le supraoccipital présente alors dorsalement le même aspect que les os dermiques qui lui sont adjacents. Chez les *Clariidae* notamment le supraoccipital très grand et perforé d'une petite fontanelle médiane, possède la même ornementation superficielle granuleuse que les autres os de la voûte cranienne. On peut dans ce dernier cas suspecter la présence d'un composant dermique qui serait soudé au supraoccipital proprement dit. Mais jusqu'à présent, aucun fait embryologique n'a été fourni à l'appui de l'existence d'un dermosupraoccipital chez certains Téléostéens.

Par contre la présence du supraoccipital est assez caractéristique. Cet os est apparu dans des lignées holostéennes comme celles des *Aspidorhynchidae* et des *Pholidophoridae* ; comme la position avancée de son centre d'ossification le faisait déjà prévoir, il ne semble pas provenir de la partie dorsale de l'arc occipital bien ossifiée chez les Actinoptérygiens primitifs, mais plutôt de la région otique. L'absence de supraoccipital chez les *Nemichthyoidei* (Trewavas, 1932-1933) et les Saccopharyngiformes (Tchernavin, 1938) est certainement due à une régression secondaire. *Monognathus* possède un supraoccipital (Bertin, 1936).

II. — Dermocrâne

Ne seront inclus ici dans le dermocrâne que les os de recouvrement externes du neurocrâne à l'exclusion des os de membrane de la cavité buccale et pharyngienne et de ceux de la série operculaire qui sont associés au splanchnocrâne et seront traités en même temps que ce dernier. L'interprétation du dermocrâne repose en grande partie sur deux faits dont l'importance et la généralité ont été longtemps méconnues : l'activité ostéogène des neuromastes et la nature mixte à deux composants de certains os à canaux. Le tracé des canaux sensoriels, le nombre et la position des neuromastes ainsi que leur mode d'innervation constituent les éléments de base sur lesquels reposent toutes les identifications d'os à canaux. La distinction

Source : MNHN, Paris

dans la genese de certains de ces os d'un composant profond, susceptible de s'autonomiser et de se transformer en os de membrane pur, permet de mieux comprendre l'origine et l'évolution des os dermiques du crâne des Téléostéens qui ne sont pas des os à canaux.

A. Neuromastes et canaux sensoriels

Les neuromastes sont les terminaisons sensorielles périphériques du système latéral. Provenant de la couche profonde de l'épithélium, ils se composent d'un groupe de cellules sensorielles ciliées, entourées de cellules de soutien. Les neuromastes des Téléostéens peuvent rester dans la position superficielle qui était la leur au moment de leur différenciation, ou s'enfoncer ultérieurement dans de légères dépressions dites fossettes sensorielles ou pit-organs, ou encore s'invaginer profondément pour se trouver finalement inclus dans de véritables canaux. Comme on le verra ce dernier cas est de loin le plus intéressant au point de vue de l'ostéogenèse.

Dans le mode d'invagination le plus simple et qui paraît être également le plus primitif, l'épithélium commence par se déprimer au niveau de chaque neuromaste, puis forme une gouttière dont les bords ne tardent pas à se rejoindre. L'organe sensoriel se trouve alors inclus dans une courte portion de canal s'ouvrant à chaque extrémité par un demi-pore primaire. Cette portion de canal continue à s'enfoncer dans le chorion tandis que les demi-pores terminaux se fusionnent avec ceux des portions de canal contiguës pour constituer les pores primaires. Au terme de ces processus il s'est formé un canal continu s'ouvrant à l'extérieur par des tubules correspondant aux pores primaires et situés entre deux neuromastes successifs. Un tubule peut s'ouvrir extérieurement par un pore simple, cas le plus fréquent, ou se ramifier et s'ouvrir par un certain nombre de petits pores secondaires comme chez certains *Clupeidae*. Les tubules peuvent encore être dilatés en ampoules comme chez *Conger* (Allis, 1903) et certains s'allongent parfois obliquement dans l'épaisseur du derme au point qu'on pourrait les prendre pour de véritables canaux s'ils n'étaient toujours dépourvus de neuromastes.

Le mode de développement des canaux décrit précédemment est quelquefois abrégé en ce sens que les dépressions apparues au niveau des organes sensoriels confluent en une gouttière unique qui se ferme ensuite pour constituer le canal. Il n'y a plus alors fusion de deux demi-pores primaires, mais d'emblée formation d'un pore primaire. Ceci se produit notamment lorsque les neuromastes sont très rapprochés les uns des autres. Ces deux variantes se rencontrent chez *Salmo trideus* par exemple dont les canaux se forment en principe selon le premier mode sauf la partie infraorbitaire qui se développe selon le mode abrégé (Devillers, 1947). Chez *Salmo fario*, la cavité de la gouttière entre les neuromastes apparaît en coupe transversale comme un fin pertuis creusé dans une épaisse quille épithéliale ; parfois ce pertuis même n'existe plus et la lumière du canal doit alors se former secondairement. Ceci se produit d'une façon particulièrement nette dans le cas du canal préoperculo-mandibulaire de *Phoxinus laevis* qui résulte effectivement

Source : MNHN, Paris

du creusement d'une crête apparue pleine sur la face profonde de l'épithélium (Lekander, 1949). Chez *Notopterus* les neuromastes par exception ne se développent pas en surface ; ils apparaissent d emblée au-dessous des assises épithéliales superficielles de sorte qu'il n'y a plus ni invagination ni formation de pores. Les canaux qui renferment ces neuromastes sont en outre très larges, formant de véritables sinus sans communication avec l'extérieur (Omarkhan, 1949). Il en est de même chez les *Mormyroidei*.

L'invagination des neuromastes et la formation des canaux ne s'effectuent pas simultanément en tous les points de la région céphalique ; chez certaines espèces ces phénomènes morphogénétiques sont par ailleurs tellement ralentis qu'ils ne s'achèvent guère avant la maturité sexuelle. Des différences considérables existent à ce point de vue parmi les Téléostéens et il est nécessaire de donner quelques chiffres pour fixer les idées étant donné que l'activité ostéogénétique des neuromastes ne se manifeste qu'après leur invagination.

Tous les canaux se forment au stade de 9 mm chez *Cyclopterus*, la plupart à 10 mm chez *Labrus*, à 11 mm chez *Bothus*, à 17 mm chez *Trachurus*, avant 21 mm chez *Coltus* et avant 29 mm chez *Perca*. Dans tous les groupes auxquels appartiennent ces genres, c'est la partie antérieure du canal préoperculaire qui se forme d'abord ; simultanément ou un peu plus tard apparaissent le canal mandibulaire et des portions du canal supraorbitaire. Le canal infraorbitaire se développe plus tardivement en débutant par la région antorbitaire.

Les processus se déroulent en principe dans le même ordre chez tous les *Cyprinidae* mais avec des délais particulièrement longs et bien souvent différentes portions de canal ne se fusionnent pas entre elles. Chez *Alburnus*, la formation des canaux débute vers 20 mm et s'achève à 12 mm. Chez *Leuciscus* elle débute également vers 20 mm mais le canal préoperculo-mandibulaire reste composé de trois portions qui ne se raccordent pas entre elles : une sur le dentaire, une sur l'angulaire et une sur le préopercule ; au stade de 11 mm la portion médiane est encore à l'état de gouttière non fermée. Chez *Nemachilus* le canal infraorbitaire commence à s'invaginer dans la région nasale vers 20 mm et à 33 mm il est déjà complètement formé ; mais les autres canaux ne se développent qu'à 47 mm soit quatre à cinq mois plus tard que le premier. Chez *Tinca* et *Phoxinus* l'invagination débute vers 40 à 50 mm, et ne s'achève qu'à la maturité sexuelle en ce qui concerne *Phoxinus* ; en outre le canal mandibulaire apparaît avant le préoperculaire. Dans le canal supraorbitaire, la partie frontale se forme la première, puis la partie antérieure ou nasale et enfin la partie postérieure ou pariétale. Le canal infraorbitaire se développe en dernier et beaucoup plus tard que les autres, en débutant par la partie antorbitaire, celle correspondant au premier suborbitaire étant la dernière à se former. Enfin chez *Phoxinus* les différents segments de canal ne se soudent pas entre eux et restent indépendants même à l'état adulte. Tout se passe comme si les processus normaux de développement des canaux s'étaient arrêtés avant le stade de fusion des portions élémentaires de canal (Lekander, 1949). Des arrêts de développement encore plus précoces et plus importants se seraient d'ail-

Source : MNHN, Paris

leurs produits chez bien d'autres Téléostéens. Chez *Batrachus tau*, seules certaines portions de canaux s'invaginent et sont séparées chez l'adulte par des lignes d'organes sensoriels restés superficiels (Clapp, 1899). Chez *Exocoetus volitans* le canal infraorbitaire a disparu (Tretyakov, 1938) et chez *Cromeria nilotica* le canal préoperculo-mandibulaire (d'Aubenton, 1960). Enfin chez *Cobitis taenia* et *Corydoras* il ne subsiste plus aucune trace de canal sensoriel céphalique.

Le système de canaux sensoriels des Actinoptérygiens primitifs paraît avoir été dans l'ensemble mieux développé et plus profondément situé que celui des Téléostéens modernes. Il y aurait donc eu, au cours de l'évolution, régression générale du système avec tendance au remplacement de certains canaux ou portions de canaux par des lignes de fossettes ou même d'organes superficiels. Il résulte de ce qui a été exposé plus haut que cette régression peut être interprétée comme résultant d'un ralentissement ou d'un arrêt complet à un certain stade des processus normaux d'invagination. La position superficielle des organes sensoriels est en fait un caractère embryonnaire qui persiste à l'état adulte dans certaines lignées spécialisées de Téléostéens. On en verra plus loin les répercussions sur le développement des os dermiques à canaux.

Dans l'ensemble, le tracé topographique des canaux céphaliques présente une constance remarquable. Il existe trois canaux principaux, le supraorbitaire, l'infraorbitaire et le préoperculo-mandibulaire réunis par deux commissures, ethmoïdienne et supratemporale. Le canal supraorbitaire débute vers l'avant dans la région nasale et son tracé est médian par rapport aux narines et aux yeux. Les neuromastes qui se trouvent sur son parcours sont innervés par le *Ramus ophthalmicus superficialis* du nerf facial. Exceptionnellement le premier neuromaste peut être innervé par le *Ramus buccalis* comme chez *Scomber scomber* (Allis, 1903) et il n'est pas impossible que le dernier soit parfois innervé par le *Ramus otieus* (Lekander, 1949). Les deux canaux supraorbitaires restent séparés l'un de l'autre vers l'avant et ne s'anastomosent pas avec les canaux infraorbitaires, sauf chez les Anguilliformes où ils s'unissent à la commissure ethmoïdienne (Allis, 1903). Par contre il existe souvent au niveau de la partie postérieure de l'œil une pseudocommissure supraorbitaire, dépourvue de neuromastes et constituée seulement de deux tubules dirigés l'un vers l'autre ; ces deux tubules peuvent même se fusionner et possèdent alors un pore médian commun, comme chez *Dactylopterus volitans* (Allis, 1909), *Plotosus anguillaris* (Lekander, 1949), *Clenopoma kingsleyae* (Daget, 1958), etc...

En général, l'extrémité postérieure du canal supraorbitaire se jette dans le canal infraorbitaire en arrière de l'œil. Cette anastomose ne se rencontre cependant pas chez tous les Téléostéens ; elle manque par exemple chez *Cromeria nilotica* (d'Aubenton, 1960) et chez les *Cyprinoidei* (Lekander, 1949). Chez ces derniers, et il en est de même chez les *Characoidei*, le canal supraorbitaire se prolonge plus ou moins loin vers l'arrière et souvent jusqu'à la commissure supratemporale à laquelle il ne se réunit cependant pas. La partie la plus postérieure du canal correspond alors à la ligne de fossettes pariétale dite antérieure, dont la présence est d'ailleurs

Source : MNHN, Paris

très constante chez les Téléostéens. Les neuromastes de la ligne de fossettes antérieure font donc partie de la même série que ceux du canal supraorbitaire, mais ils ont perdu leur pouvoir d'invagination sauf dans le groupe des *Cyprinoidei* et des *Characoidei*. Une disposition particulière a été signalée chez *Blennius*. Les deux canaux supraorbitaires s unissent en un seul canal médio-dorsal, puis, reprenant leur individualité, vont se jeter dans les canaux infraorbitaires tandis que le canal impair médian se prolonge vers l arrière jusqu à la commissure supratemporale (CHABANAUD, 1912).

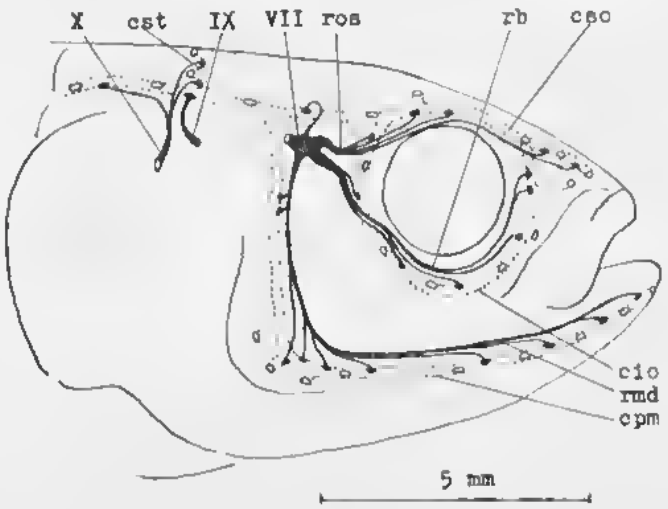


FIG. 31. — Canaux sensoriels céphaliques (pointillés) avec leurs pores (en blanc), leurs neuromastes (en noir) et l'innervation de ceux-ci chez *Heterotis niloticus* au stade de 33 mm (d'après DAGET et D'ARBENTON, 1957) ; cio, canal infraorbitaire ; cpm, canal préoperculo-mandibulaire ; cso, canal supraorbitaire ; cst, commissure supratemporale ; rb, *Ramus buccalis* ; rmd, *Ramus mandibularis* ; ros, *Ramus ophthalmicus superficialis* ; VII, nerf facial ; IX, nerf glossopharyngien ; X, nerf vague.

Le canal infraorbitaire débute aussi dans la région nasale ; il passe au-dessous des narines et de l'œil, remonte derrière celui-ci puis se raccorde avec la ligne latérale du corps. D'après le mode d'innervation on y distingue trois portions : la portion circumorbitaire, à laquelle il faut rattacher la commissure ethmoïdienne lorsqu'elle existe, et dont les neuromastes sont innervés par le *Ramus buccalis* du facial ; la portion otique innervée par le *Ramus oticus* du facial et la portion postotique, avec la commissure supratemporale, dont l'innervation est assurée par les *Ramus supratemporalis* du glossopharyngien et du vague. Les extrémités antérieures des canaux infraorbitaires ne sont réunies par une véritable commissure ethmoïdienne que chez les Téléostéens les plus primitifs, tels que les *Elopidae* et certains *Clupeidae* comme *Clupea pilchardus* dont la commissure renferme trois neuromastes (WOHLFART, 1937). Les Anguilliformes possèdent eux aussi une commissure ethmoïdienne mais d'un type assez particulier et dans

Source : MNHN, Paris

laquelle se jettent les canaux supraorbitaires comme il a été dit plus haut ; celle de *Conger* renferme deux neuromastes innervés par le *Ramus buccalis* (Allis, 1903). Assez souvent on rencontre à la place de la commissure ethmoïdienne une simple ligne de fossettes dite rostrale. C'est par exemple le cas chez *Salmo* (Devillers, 1947), *Esox* (Pehrson, 1941), *Gymnarchus* (Pehrson, 1945), etc... L'anastomose entre le canal supraorbitaire et le canal infraorbitaire se situe généralement entre les portions circumorbitaire et otique. La commissure supratemporale manque régulièrement chez les *Siluroidei*.

Le canal préoperculo-mandibulaire débute plus ou moins près de la symphyse mandibulaire, suit la mâchoire inférieure et le préopercule, ses neuromastes étant innervés par le *Ramus mandibularis externus* issu du *Truncus hyoïdeomandibularis*. Lorsque son extrémité supérieure se raccorde avec le canal infraorbitaire, l'anastomose se situe en principe entre les portions otique et postotique.

B. Composants membrano et neurodermiques

L'étude embryologique du développement des os à canaux a montré que l'on pouvait distinguer, dans de nombreux cas, deux composants : l'un qui apparaît le premier en position profonde et sous forme d'une lamelle osseuse sera appelé membranodermique (= composant membrano, Devillers, 1947) ; l'autre qui apparaît en principe plus tard et toujours au-dessus du précédent, sous forme d'une gouttière ou d'un tube osseux entourant le canal, sera appelé neurodermique (composant dermo, Devillers, 1947). Les deux composants restent rarement séparés ; ils se soudent en général de façon plus ou moins précoce et souvent même sont fusionnés dès leur apparition. L'un des deux peut également manquer. Tous les cas intermédiaires se rencontrent d'ailleurs avec passage graduel du type à un composant au type à deux composants.

Le frontal de *Salmo trutta* fournit un bon exemple d'os à canal à deux composants soudés *ab initio* et dont l'ossification est étroitement associée aux neuromastes. La première ébauche se compose d'un ensemble de blastèmes juxtaépithéliaux, formés au-dessous de certains neuromastes du futur canal supraorbitaire non encore invaginés, comme si les neuromastes avaient agrégé des ostéoblastes à leur niveau. Chaque blastème s'enfonce ensuite dans le conjonctif jusqu'à venir au contact de la *taenia marginalis* du neurocrâne. Les processus d'ossification du membrandermique débutent alors et s'étendent de façon continue d'un blastème à l'autre en procédant de l'arrière vers l'avant. En même temps les neuromastes s'invaginent et des ostéoblastes se groupent de chaque côté de la gouttière sensorielle pour former deux lamelles osseuses. Celles-ci, qui correspondent au neurodermique, sont soudées par leur base au membranodermique. Plus tard les deux bords supérieurs des lamelles s'accolent l'un à l'autre et ferment ainsi la gouttière osseuse. Autour de la partie antérieure du canal, qui est relativement éloignée du membranodermique, les deux lamelles se soudent en outre l'une à l'autre au-dessous du canal et l'entourent ainsi d'un tube

Source : MNHN, Paris

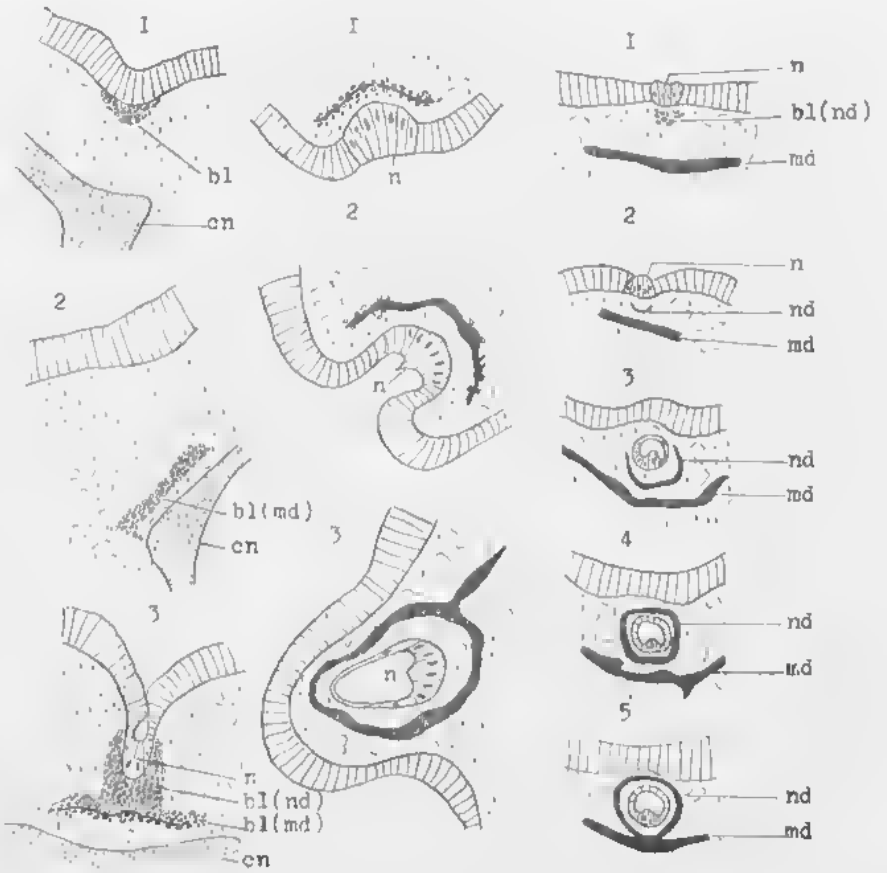


FIG. 35. — A gauche, de haut en bas, trois stades de la formation des blastèmes du frontal de *Salmo trutta* (d'après DEVILLERS, 1947) ; 1, le blastème est encore en position superficielle, juste sous l'épiderme ; 2, le blastème qui formera le membranodermique s'est enfoncé jusqu'au cartilage du neurocrâne ; 3, le neuromaste s'invagine, entouré par le blastème du neurodermique tandis qu'au-dessous le blastème du membranodermique commence à s'ossifier.

Au centre, de haut en bas, trois stades du développement d'un infraorbitaire de *Salmo irideus* (d'après DEVILLERS, 1947) ; 1, le blastème, situé sous le neuromaste encore superficiel, commence à s'ossifier ; 2, le neuromaste s'invagine et la lamelle osseuse se déprime en gouttière ; 3, le canal sensoriel est invaginé et une aile latérale pousse sur l'os tubulaire.

A droite, de haut en bas, cinq stades du développement du frontal de *Phoxinus phoxinus* (d'après LEKANDER, 1949) ; 1, le membranodermique est ossifié et le blastème du neurodermique apparaît sous le neuromaste encore superficiel ; 2, le neurodermique commence à s'ossifier ; 3, le neuromaste est invaginé et le neurodermique déprimé en gouttière ; 4, le neurodermique est tubulaire et encore distinct du membranodermique ; 5, le neurodermique s'est soudé au membranodermique.

bl, blastème ; cn, cartilage du neurocrâne ; m l, membranodermique ; n, neuromaste ; nd, neurodermique.

Source : MNHN, Paris

osseux complet. Ce tube est rattaché au membranodermique par un pédicule osseux qui se raccourcit peu à peu vers l'arrière (Devillers, 1947). Sans être jamais complètement indépendants les deux composants du frontal de *Salmo trutta* sont cependant facilement identifiables, surtout vers l'avant.

Chez *Phoxinus phoxinus*, la première ébauche du frontal est une lamelle osseuse apparaissant dans le tissu conjonctif au-dessous du quatrième neuromaste supraorbitaire. D'autres lamelles osseuses analogues apparaissent au niveau des autres neuromastes et se fusionnent à la première pour former le membranodermique. Celui-ci est déjà bien développé au stade de 9,1 mm, mais sans être passé par un stade blastème et sans relation aussi étroite avec les neuromastes que dans le cas de *Salmo trutta*. Beaucoup plus tard, de petits rudiments osseux en gouttière apparaissent sous les organes sensoriels encore superficiels et indépendamment du membranodermique sous-jacent. Lorsque les neuromastes s'invaginent et que le canal se forme, les éléments en gouttière deviennent autant de portions de tube osseux qui représentent le neurodermique et qui se soudent ensuite au membranodermique pour former le frontal définitif (Lekander, 1949). Dans ce cas les deux composants se sont développés de façon totalement indépendante et leur soudure n'intervient que tardivement.

La fusion des deux composants peut d'ailleurs ne pas se produire. Chez *Nemachilus barbatula*, le membranodermique se développe à partir d'un blastème en relation avec les neuromastes. Beaucoup plus tard, quatre ou cinq tubes osseux indépendants, formés chacun au niveau d'un neuromaste mais qui ne se soudent ni entre eux ni au membranodermique, constituent le neurodermique. Le frontal comprend donc finalement un os de membrane surmonté de quatre ou cinq tubes osseux (Lekander, 1949). Il semble qu'en règle générale les deux composants restent distincts lorsque l'épiderme est épais et se fusionnent lorsque l'épiderme est mince.

Cependant tous les os à canaux ne se développent pas suivant le mode à deux composants. Le nasal par exemple, aussi bien chez *Salmo* que chez les *Cyprinidae* apparaît toujours sous la forme d'un tube osseux entourant le canal supraorbitaire ; des faces latérales du tube poussent secondairement des expansions aliformes qui donnent à l'os son extension définitive. Le nasal ne comprend donc que le seul composant neurodermique. Enfin si l'on considère la série des os infraorbitaires de *Salmo*, en partant du plus antérieur on passe progressivement d'un mode de développement à deux composants typique à un mode de développement tubulaire sans qu'une nette démarcation puisse être tracée entre ces deux modes aux premiers stades (Devillers, 1947).

Les composants neurodermiques, qui passent toujours par un stade tubulaire, se moulent de toute évidence sur les canaux sensoriels vis-à-vis desquels ils jouent un rôle de protection. Leur existence est donc subordonnée à celle d'un canal. En effet chez les Téléostéens dont certains canaux sensoriels manquent, les composants neurodermiques font également défaut. Particulièrement démonstratifs à cet égard sont les cas de *Cobitis taenia* qui n'a plus aucun canal (Lekander, 1949) et de *Crouceia nilotica* qui n'a plus de canal préoperculo-mandibulaire (d'Aubenton, 1960). Chez

Source : MNHN, Paris

Salmo la condition nécessaire et suffisante pour induire l'ostéogenèse d'un neurodermique est l'existence simultanée d'un neuromaste et d'un processus d'invagination. Les organes sensoriels de fossettes, homologues des neuromastes de canaux mais ayant perdu leur pouvoir d'invagination, ne déclenchent aucune ostéogenèse à leur niveau ; mais greffés sous la peau, c'est-à-dire invaginés artificiellement, ils induisent des ossifications homologues des neurodermiques. Greffé de la même façon, un fragment d'épithélium banal, dépourvu de neuromaste, ne déclenche aucune ostéogenèse à son contact. Enfin une greffe sous-épithéliale de neuromaste dans l'espace interorbitaire s'entoure d'un neurodermique, ce qui montre qu'un organe sensoriel peut induire une ossification en n'importe quel point de la tête et pas seulement dans le domaine des canaux (Devillers, 1947). Mais la liaison entre neuromaste et ostéogenèse du neurodermique n'est pas chez tous les Téléostéens aussi nette que chez *Salmo*, sans que l'on puisse pour autant douter de son caractère général et fondamental. A noter que l'invagination n'est pas non plus toujours nécessaire ; lorsqu'elle est très tardive, comme chez les *Cyprinidae*, les neuromastes encore superficiels déclenchent parfois la formation des neurodermiques.

Les composants membranodermiques se distinguent des neurodermiques à plusieurs points de vue. Tout d'abord en ce qui concerne le mode de développement, ils apparaissent toujours plus profondément et plus précocement ; ils forment en outre une lamelle osseuse plane qui s'étend largement en surface pour assurer le recouvrement du neurocrâne, au lieu de se déprimer en gouttière et de constituer un tube ; enfin le rôle inducteur des neuromastes est moins général et moins évident dans la genèse des membranodermiques que dans celle des neurodermiques. Chez *Salmo* l'expérimentation a montré que la localisation des ostéoblastes responsables de l'édification d'un membranodermique est sous la dépendance de certains neuromastes superficiels ; mais ce pouvoir d'attraction n'appartient qu'à des neuromastes qui s'invagineront par la suite et pas à tous (Devillers, 1947). Chez aucun Téléostéen les organes sensoriels du canal mandibulaire qui induisent la formation des neurodermiques dits spléniaux ne semblent jouer le moindre rôle dans la genèse du dentaire ni dans celle de l'angulaire. Il en est de même des organes supraorbitaires dans la genèse du membranodermique frontal de *Phoxinus phoxinus* ; et pourtant, dans ce dernier cas, malgré l'absence de liaison ontogénétique entre neuromastes et ébauches osseuses, la localisation des centres d'ossification est exactement la même que si les organes sensoriels avaient eu un effet inducteur.

Pour interpréter la complexité des faits embryologiques observés chez les Téléostéens, l'hypothèse la plus simple que l'on puisse proposer est la suivante. A l'origine la formation des os à canaux devait être entièrement sous la dépendance des neuromastes et s'effectuer à partir d'un blastème unique. Au cours de l'évolution, par suite de la tendance des neuromastes à s'invaginer de moins en moins profondément ou de plus en plus tardivement et de la tendance de l'ectomésenchyme à former par délamination des couches superposées de cellules à potentialité squelettogène, le blastème primitivement unique se serait progressivement scindé en deux.

Source : MNHN, Paris

L'évolution se poursuivant, le membranodermique provenant de la partie la plus profonde du blastème se serait dégagé de l influence inductrice du neuromaste pour arriver à une autonomisation totale. Au terme de cette évolution le membranodermique pourrait se développer même en l'absence de neuromaste et de neurodermique. Rien ne le distinguerait plus alors d'un os de membrane pur. Ceci se serait produit par exemple dans le cas de l'antorbitaire, du frontal et du préopercule de *Phoxinus phoxinus* ou dans le cas du préopercule de *Cromeria nilotica*. Un processus évolutif identique a déjà été évoqué plus haut à propos du supraethmoïde.

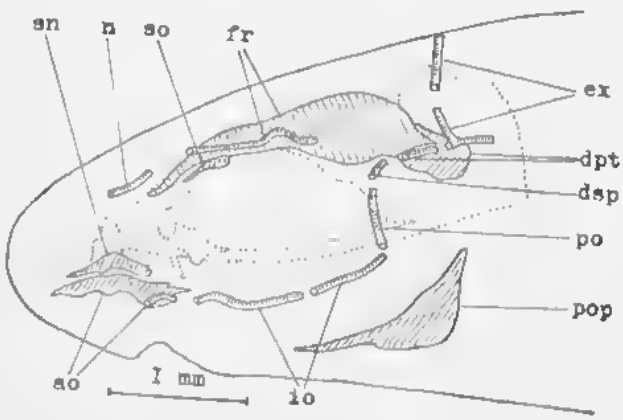


Fig. 30. — Dermocrâne de *Cromeria nilotica* (d'après D'AUBENTON, 1961) ; les os de recouvrement des mâchoires n'ont pas été représentés, contour du neurocrâne en pointillé ; an, antinasal, os de membrane pur ; so, autorbitaire avec neurodermique soudé au membranodermique ; dpt, dermoptéotique avec neurodermique soudé au membranodermique ; dsp, dermosphénotique, réduit à un neurodermique ; ex, extrascapulaires réduits à des neurodermiques ; fr, frontal avec neurodermique partiellement soudé au membranodermique ; io, infraorbitaires réduits à des neurodermiques ; n, nasal réduit à un neurodermique ; po, postorbitaire réduit à un neurodermique ; pop, préopercule réduit à un membranodermique ; su, supraorbitaire, os de membrane pur.

Allant plus loin, on s'est demandé si les os de recouvrement sans liaison avec les canaux sensoriels ne pourraient pas provenir d'amas de mésenchyme bourgeonnés par des blastèmes de membranodermiques (JARVIK, 1948). Une telle hypothèse, qui paraît purement spéculative en ce qui concerne les Téléostéens, aurait l intérêt et aussi l inconvénient de ramener la genèse de tous les éléments du dermocrâne à une même catégorie de processus ostéogénétiques primitivement induits par les neuromastes. Rien ne prouve qu'une telle unité ait jamais existé chez les ancêtres des Téléostéens.

En principe, le long d'un canal sensoriel, il devrait apparaître autant d'ébauches osseuses qu il existe de neuromastes dans le dit canal. Mais certains organes restent inactifs et chez les Téléostéens le nombre de ceux qui participent réellement à l ostéogenèse est très variable d'une espèce à l'autre. De plus les soudures d'ébauches osseuses entre elles ne se font pas,

Source : MNHN, Paris

à l'intérieur des territoires correspondant aux différents os adultes, avec une régularité absolue. Chez *Salmo* par exemple le même os ne renferme pas toujours le même nombre d'organes sensoriels dans les divers spécimens examinés ni, dans un exemplaire donné, des deux côtés de la tête (Devillers, 1917).

Les limites des os à canaux ne sont donc pas rigoureusement fixées et les ébauches qui participent à leur formation n'ont pas, au départ, de détermination stricte ; telle qui chez un individu se soudera au deuxième élément de la série infraorbitaire pourra se souder au troisième chez un autre individu. Ainsi s'expliquent les variations d'extension d'un même os observées chez différents spécimens d'une même espèce et aussi l'occurrence d'os supplémentaires dans une série lorsque, par suite d'une cause accidentelle, une ébauche osseuse reste indépendante ou qu'un neuromaste surnuméraire se forme. La recherche détaillée des homologies entre les divers éléments qui apparaissent le long d'un canal n'a donc ni utilité ni sens : ce sont les séries entières correspondant à un canal ou à une portion de canal qu'il convient de comparer d'un Téléostéen à un autre.

Pour des raisons d'ordre pratique évidentes il est convenu de donner un nom particulier à tout élément osseux du crâne adulte qui présente une certaine forme, une certaine étendue et certains rapports avec les autres structures craniennes. Or, en ce qui concerne les os à canaux, ces dénominations s'appliquent aux os définitifs qu'ils soient à un ou deux composants et que ceux-ci proviennent d'un seul ou de plusieurs éléments. Par exemple l'os à canal appelé dermoptérotique chez les *Cyprinidæ* est à deux composants ; le neurodermique comprend lui-même trois éléments tubulaires qui se soudent au membranodermique, ce dernier étant d'ailleurs soudé à l'autoptérotique. Chez *Nemachilus barbatula*, par suite d'une régression secondaire, le membranodermique a disparu et les trois éléments tubulaires du neurodermiques ne se soudent plus entre eux ni à l'autoptérotique sous-jacent. Il est certain que ces trois portions de tube osseux chez *Nemachilus* sont homologues, dans leur ensemble, du neurodermique ptérotique des autres *Cyprinidæ* ; il est commode de leur appliquer globalement le nom de dermoptérotique ; mais dire que ce dermoptérotique de *Nemachilus*, composé de trois ossifications distinctes, est homologue du dermoptérotique des autres Téléostéens n'aurait aucun sens.

C. Série supraorbitaire ou naso-frontale

Le long du canal supraorbitaire des Téléostéens on trouve deux os bien individualisés qui sont nommés de l avant vers l'arrière nasal et frontal. Chez *Ameiurus nebulosus*, au stade de 32 mm, le nasal a été décrit comme un simple tube osseux entourant l extrémité antérieure du canal supraorbitaire et l aspect définitif lamellaire de l os adulte résulterait de l'ossification d une partie du tissu conjonctif au-dessous du neurodermique proprement dit (Kindred, 1919). Bien qu aucun détail ne soit donné sur le mode de développement de cette ossification, Lekander (1949) estime que le nasal d *Ameiurus* est à deux composants, comme aussi celui de *Clarias*.

Source : MNHN, Paris

Quoiqu'il en soit, chez la plupart des Téléostéens, il est certain que le nasal ne comporte pas de membranodermique. Chez *Heterotis niloticus* dont le nasal à l'état adulte est particulièrement large et renferme deux neuromastes, le neurodermique apparaît au-dessous des organes sensoriels comme une lamelle osseuse qui se déprime en gouttière puis se referme en tube autour du canal lorsque celui-ci est complètement invaginé ; ultérieurement des expansions osseuses aliformes poussent de chaque côté du tube (DAGET

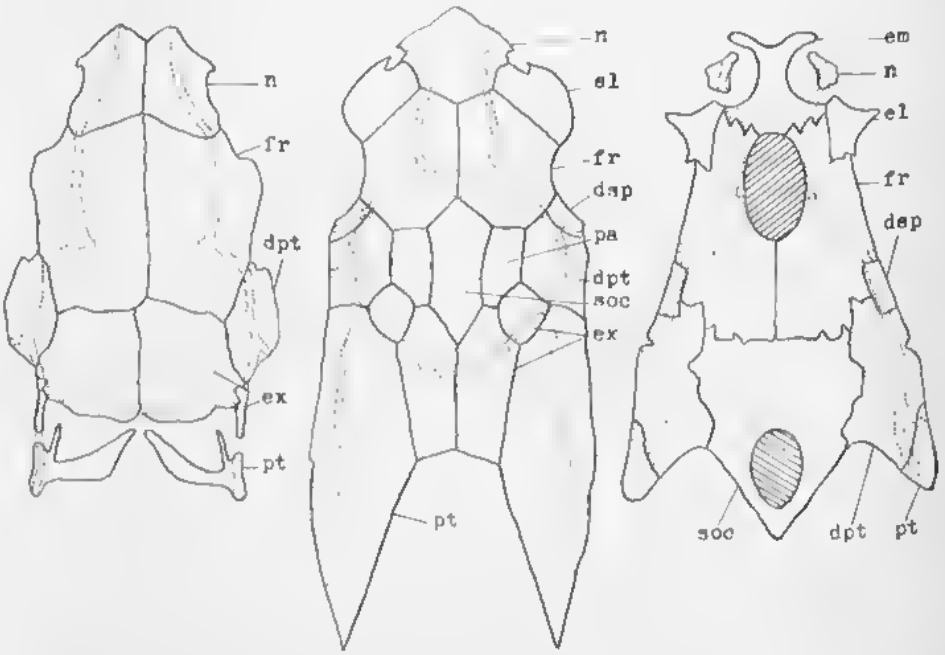


FIG. 37. — Vue dorsale du dermocrâne d'*Heterotis niloticus*, à gauche (d'après DAGET et D'AUBENTON, 1957), de *Dactylopterus volitans*, au centre (d'après ALLIS, 1909) et de *Clariallabes petricola*, à droite (d'après GREENWOOD, 1958), canaux sensoriels pointillés ; noter la pseudocommissure supraorbitaire chez *Dactylopterus*, la grande extension du supraoccipital, l'absence de commissure supratemporale et la présence de deux fontanelles chez *Clariallabes* ; dpt, dermoptérotique ; dsp, dermosphénotique ; el, ethmoïde latéral (préfrontal) ; em, ethmoïde médian (supraethmoïde) ; ex, extrascapulaires ; fr, frontal ; n, nasal ; pa, pariétal ; pt, posttemporal ; soc, supraoccipital.

et D'AUBENTON, 1957). Le nasal ne comprend également qu'un neurodermique chez *Salmo* (DEVILLERS, 1917), les *Homalopteridae* (RAMASWAMI, 1948), les *Cyprinidae* (LEKANDER, 1949). Il est très faiblement développé chez *Cromeria nilotica*, où il est réduit à un court tube osseux au niveau de l'unique neuromaste (D'AUBENTON, 1961) et chez *Nemacheilus barbatula* où il se compose de deux portions de tube osseux contenant chacune un neuromaste (LEKANDER, 1949). Aucun nasal ne se forme chez *Cobitis* ni chez *Corydoras* qui sont dépourvus de canal sensoriel.

Source : MNHN, Paris

Les nasaux s'étendent parfois très largement en avant des frontaux et se rejoignent sur la ligne médio-dorsale en recouvrant complètement la région ethmoïdienne du neurocrâne comme chez *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957), *Citharinus kingsleyae* (Daget, 1958), etc... Chez *Ductylopterus volitans* les deux nasaux sont de plus soudés en un os unique (Allis, 1909). Mais chez la plupart des Téléostéens ils sont séparés l'un de l'autre par l'ethmoïde médian ou plus précisément le supraethmoïde, comme chez *Clariallabes petricola* (Greenwood, 1956).

Le frontal est l'un des os les plus constants du dermocrâne des Téléostéens. Il existe même dans les groupes où l'ossification a atteint un degré de régression extrême comme les Saccopharyngiformes et les *Monognathidae*. Dans l'architecture crânienne, les frontaux jouent en effet un rôle essentiel, non seulement en recouvrant et en protégeant la voûte du neurocrâne qui reste cartilagineuse ou le plus souvent membraneuse à leur niveau, mais aussi en assurant une liaison rigide entre la région ethmoïdienne et la région otique. Généralement les deux frontaux sont jointifs sur la ligne médio-dorsale. Parfois subsiste entre eux un espace correspondant aux fontanelles de la voûte crânienne comme chez certains *Siluroidei* ou *Characoidei* ; les deux frontaux restent cependant solidaires l'un de l'autre soit qu'ils se touchent sur une partie de leur longueur soit qu'une liaison osseuse rigide s'établisse entre eux au-dessus du pont épiphysaire du chondrocrâne. Chez *Cromeria nilotica* cependant les deux frontaux sont largement séparés l'un de l'autre sur toute leur longueur ; ils ne recouvrent plus la voûte crânienne constituée par une simple membrane mais ils assurent malgré tout la rigidité de l'ensemble du crâne et jouent le même rôle que les *taenia marginalis* du chondrocrâne embryonnaire en réunissant dorso-latéralement les régions otique et ethmoïdienne (d'Aubenton, 1961).

Bien que le frontal d'*Heterotis niloticus* paraisse se développer exactement de la même façon que le nasal, c'est-à-dire à partir d'un seul composant (Daget et d'Aubenton, 1957), il n'en demeure pas moins que le frontal des Téléostéens est en général à deux composants. Ces deux composants sont fusionnés *ab initio* chez *Salmo* (Devillers, 1947), mais bien distincts chez les *Cyprinidae* (Lekander, 1949), *Esox lucius* (Pehrson, 1944), *Ameiurus nebulosus* (Kindred, 1919), *Cyclopterus lumpus* (Uhlmann, 1921), etc... Comme il a été dit plus haut ,on observe chez les *Cyprinidae* tous les stades de l autonomisation du membranodermique qui finit par se développer comme un os de membrane pur, en position profonde presque au contact des cartilages crâniens, et sans passer par un stade de blastème juxta-épithélial. Ceci explique qu'un frontal d'extension normale, mais ne comprenant évidemment pas de neurodermique, existe chez les formes dépourvues de canal supraorbitaire comme *Cobitis* ou *Corydoras*.

Dans certains genres de *Cyprinidae* tels que *Leuciscus*, *Alburnus*, *Abramis* et *Tinca*, le dernier élément osseux de la série supraorbitaire, qui se forme en relation avec le neuromaste le plus postérieur, se soude non pas au membranodermique frontal mais au pariétal. Ceci se produit aussi vraisemblablement chez certains *Characoidei*, du fait que le canal supraorbitaire se prolonge vers l'arrière bien au-delà du territoire normalement recouvert par le frontal.

Source : MNHN, Paris

Il serait peut-être logique d'inclure le pariétal dans la série supraorbitaire d'autant plus que chez les Actinoptérygiens primitifs et dans le genre *Lepto-lepis*, proche des Téléostéens, le canal supraorbitaire se terminait effectivement dans le pariétal, sans anastomose avec le canal infraorbitaire. Mais la phylogenèse du pariétal est complexe ; chez les Téléostéens on désigne sous ce nom un os de membrane pur sur lequel se soudent le plus souvent les extrascapulaires développés le long de la commissure supratemporale. Le problème du pariétal sera donc examiné plus loin dans le cadre de la série infraorbitaire.

Les deux os de la série supraorbitaire ont donc évolué chez les Téléostéens de façon assez différente. Le nasal, dont le rôle de recouvrement est plus ou moins réduit, possède rarement deux composants ; il a tendance à ne pas dépasser le stade tubulaire et par conséquent disparaît lorsque le canal ne s'invagine plus. Au contraire le frontal, dont le rôle de recouvrement est primordial dans l'architecture crânienne, possède en général deux composants ; le membranodermique tend à devenir indépendant des neuromastes et peut ainsi subsister sans modification morphologique appréciable lorsque le neurodermique régresse et disparaît.

D. Série infraorbitaire

Les os qui se développent le long du canal infraorbitaire en avant du ptérotique constituent une série restreinte que l'on peut qualifier de circumorbitaire. Les os y sont généralement désignés par un numéro d'ordre en commençant par l'extrémité antérieure. Il est parfois plus commode pour indiquer la position relative de ces os par rapport à l'œil d'appeler le premier antorbitaire, les suivants suborbitaires et postorbitaires, étant bien entendu que l'emploi de ces dénominations n'implique aucune homologie. Le dernier os de la série circumorbitaire joue souvent un rôle particulier et mérite d'être appelé dermosphénotique.

Une commissure ethmoïdienne invaginée en canal est exceptionnelle chez les Téléostéens qui ne possèdent pas, comme certains Actinoptérygiens primitifs, d'os à canal rostral. Les organes sensoriels situés entre les extrémités antérieures des deux canaux infraorbitaires restent en principe superficiels et constituent la ligne de fossettes rostrale. Chez *Anguilla vulgaris*, la commissure ethmoïdienne soude un tube osseux à la surface de l'ossification ethmoïdienne enchondrale (Devillers, 1958) ce qui implique l'existence d'un neurodermique rostral soudé à l'ethmoïde médian. Par contre chez *Clupea pilchardus* toute activité ostéogène a été déniée au neuromaste situé dans la commissure ethmoïdienne (Wohlfahrt, 1937). Chez tous les autres Téléostéens, aucun neurodermique ne se développe à ce niveau mais il est probable que le supraethmoïde est un ancien membranodermique autonomisé et conservé après la régression du neurodermique correspondant.

L'antorbitaire est à deux composants chez *Salmo* (Devillers, 1947) et chez les *Cyprinidae* (Lekander, 1949). Comme dans le cas du frontal ces deux composants peuvent être soudés *ab initio* ou ne se fusionner qu'ultérieurement. Dans le genre *Bhavania*, de la famille des *Homalopteridae*,

Source : MNHN, Paris

le neurodermique reste indépendant du membranodermique (Ramaswami, 1948). Comme celui du frontal, le membranodermique de l'antorbitaire des Téléostéens a tendance à s'autonomiser et chez *Cobitis* il continue à apparaître malgré la disparition du canal infraorbitaire. Par contre chez *Salmo* et chez les *Cyprinidae* tous les autres os de la série circumorbitaire, qui se développent selon le mode tubulaire et plus tardivement que le premier, ne comportent qu'un neurodermique. Ils ont disparu chez *Cobitis*. Chez *Cromeria nilotica*, il est évident d'après les figures publiées que l'antorbitaire se compose d'un court neurodermique tubulaire soudé sur un membranodermique qui s'étend assez loin vers l'avant alors que les autres os de la série circumorbitaire sont tubulaires donc réduits à des neurodermiques. (d'Aubenton, 1961). Il en est probablement de même chez la majorité des Téléostéens dont la joue est rarement recouverte dans sa totalité par les os à canaux circumorbitaires. Si le premier os de cette série a évolué de la même façon que le frontal, les suivants ont évolué comme le nasal.

Chez certains Téléostéens, notamment les *Cyprinidae*, le dernier os de la série circumorbitaire avant le ptérotique ne diffère en rien de ceux qui le précèdent sinon qu'il est en général moins développé. Chez d'autres par contre il renferme l'anastomose entre les canaux infraorbitaire et supraorbitaire ; en outre s'appuyant sur l'apophyse postorbitaire de l'autosphénotique et s'intercalant entre le frontal et le ptérotique, il participe au revêtement dermique de la voûte crânienne. Lorsque le dernier os de la série circumorbitaire présente ces particularités morphologiques il mérite d'être appelé dermosphénotique, bien qu'il soit rarement soudé à l'autosphénotique sous jacent. Chez *Ameiurus nebulosus* cependant au stade de 20 mm le canal infraorbitaire dans la région du sphénotique est entouré d'ostéoblastes et le neurodermique ainsi formé se soude immédiatement à l'ossification périchondrale qui se trouve juste au-dessous ; à 32 mm les deux composants du sphénotique sont déjà intimement fusionnés (Kindred, 1919). Un dermosphénotique soudé au neurocrâne a été signalé également chez *Dactylopterus volitans* (Allis, 1909). Il en est probablement de même chez tous les *Siluroidei* qui ont un sphénotique traversé par le canal infraorbitaire et dont la surface présente tous les caractères d'un os dermique.

Cependant ces critères morphologiques sont insuffisants pour définir et caractériser dans tous les cas le dermosphénotique. Le dernier os de la série circumorbitaire présente en effet une grande variabilité même entre formes étroitement apparentées. Dans la famille des *Citharinidae* par exemple, à côté de formes relativement primitives comme *Xenocharax spilurus* dont le sixième os circumorbitaire occupe juste la région de l'anastomose entre les canaux infraorbitaire et supraorbitaire, on trouve des formes spécialisées comme *Citharidium ansorgii* et *Distichodus brevipinnis* ; chez la première le sixième os est réduit au point de se trouver entièrement en avant de l'anastomose ; chez la seconde il est hypertrophié au point d'englober aussi l'anastomose entre les canaux infraorbitaire et préoperculo-mandibulaire, qui se situe habituellement au niveau du ptérotique (Daget, 1959-1960-1962). On notera enfin que le dernier neuromaste circumorbitaire est en général innervé par un rameau nerveux détaché directement du ganglion

Source : MNHN, Paris

facial, à la base du *Ramus oticus*, alors que les autres neuromastes de la série sont innervés par des rameaux issus du *Ramus buccalis*. Mais pour la définition du dermosphénotique, rien ne prouve que ce critère ait une valeur vraiment générale. D'ailleurs puisque l'emploi d'un nom donné pour les os à canaux n'implique aucune homologie stricte mais seulement une

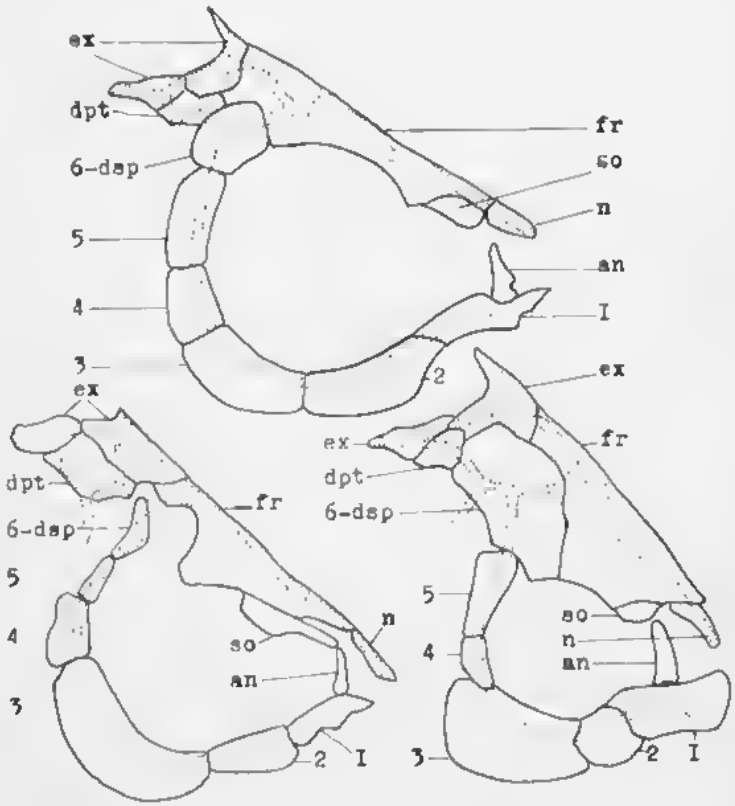


FIG. 38. — Os dermiques des séries supraorbitaire et infraorbitaire, en vue latérale, chez *Xenocharax spilurus* en haut, *Didiehodus brevipinnis* en bas à droite et *Citharidium ansorgii* en bas à gauche (d'après DAGET, 1959, 1960, 1962) ; noter chez ces trois formes apparentées les différences de développement des os ayant le même numéro d'ordre dans la série infraorbitaire, notamment du sixième dit dermosphénotique ; an, adnasal ; dpt, dermoptérotique ; dsp, dermosphénotique ; ex, extrascapulaires ; fr, frontal ; n, nasal ; so, supraorbitaire ; I à 6, os de la série infraorbitaire.

identité de position dans la série à laquelle ces os appartiennent, on conviendra simplement d'appeler dermosphénotique le dernier os circumorbitaire avant le ptérotique.

La série circumorbitaire des Pleuronectiformes présente d'intéressantes variations liées à la dissymétrie du crâne. Chez les *Pleuronectoidei* et les *Soleoidei* les antorbitaires sont reconnaissables encore que très souvent le zénithal seul subsiste. Les dermosphénotiques sont parfois conservés,

Source : MNHN, Paris

mais les ossifications intermédiaires n'existent que chez les *Pleuronectoidei* où elles sont peu développées mais nombreuses. Chez les *Psettodoidei* on trouve une série complète du côté zénithal. *Psettodes belcheri* par exemple possède un antorbitaire suivi de deux ou trois os tubulaires et d'un petit dermosphénotique mobile attaché au bord orbitaire du frontal zénithal. Du côté nadiral par contre il ne reste que l'antorbitaire et le dermosphénotique hypertrophié, enfoncé en profondeur et relié à l'antosphénotique, au frontal nadiral et au pleurosphénoïde nadiral. Ce dermosphénotique particulier dit azygoste caractérise les *Psettodoidei* et constitue dans ce groupe l'élément essentiel du septe psendomésal (Chabanaud, 1936).

Chez la plupart des Téléostéens, à l'antoptérotique est associé un os dermique dit dermoptérotique traversé par la section otique du canal infraorbitaire. En principe c'est au niveau de cet os que le canal préoperculaire rejoint le canal infraorbitaire. Chez *Salmo* le membranodermique ptérotique se développe à partir de blastèmes formés en relation avec quatre neuromastes ; les trois premiers sont innervés par le *Ramus oticus* du facial et le quatrième, situé en arrière du débouché du canal préoperculaire, est innervé par le *Ramus supratemporalis* du vague (Devillers, 1947). Le membranodermique ptérotique de *Salmo* relève donc de l'activité inductrice des neuromastes de la portion otique du canal infraorbitaire et d'un neuromaste de la portion postotique. Chez *Esox lucius*, le membranodermique se développe d'une façon analogue ; l'ébauche ossense s'étend vers l'arrière jusque sous un neuromaste postotique, innervé par le *Ramus supratemporalis* du glossopharyngien, mais qui ne forme pas de blastème. Il en est de même chez *Gymnarchus niloticus* (Pehrson, 1911). Dans tous ces cas un neurodermique se soude ultérieurement au membranodermique lui-même très tôt fusionné avec l'autoptérotique. Chez les *Cyprinidae*, le membranodermique se forme indépendamment des neuromastes ; son ébauche est bien distincte de l'antoptérotique comme chez *Phoxinus* ou au contraire soudée *ab initio* avec le neurocrâne comme chez *Leuciscus*. Trois éléments neurodermiques viennent ensuite se souder au membranodermique. Chez *Nemachilus* le membranodermique a secondairement disparu mais le neurodermique n'est pas modifié et il se compose comme chez les autres *Cyprinidae* de trois portions de tube osseux contenant chacune un neuromaste et qui ne se soudent ni entre elles ni à l'ossification périchondrale sous-jacente. A noter que chez tous ces *Cyprinidae* l'ébauche la plus postérieure du neurodermique ptérotique est induite par un neuromaste innervé par le glossopharyngien, donc appartenant à la portion postotique du canal infraorbitaire. *Cobitis* n'a pas de dermoptérotique (Lekander, 1949).

A la portion postotique du canal infraorbitaire et à la commissure supratemporale sont associés des os à canaux dits extrascapulaires. Il peut n'en exister qu'un seul de chaque côté, comme chez *Ctenopoma kingsleyae* (Daget, 1958), mais s'il en existe plusieurs on appelle extrascapulaire latéral le plus externe et extrascapulaires médians les autres. Les extrascapulaires médians se touchent sur la ligne médio-dorsale comme chez *Dactylopterus volitans* (Allis, 1909) ou sont séparés médianement par le supraoccipital comme chez *Brycon meeki* (Weitzman, 1962). Chez les *Siluroidei*, qui n'ont

Source : MNHN, Paris

pas de commissure supratemporale, les extrascapulaires manquent. Le canal infraorbitaire passe alors directement du dermoptérotique au posttemporal. Le cas de *Phractolaemus ansorgii*, dont la commissure supratemporale passe d'un extrascapulaire médian à l'autre en traversant l'ossification supraoccipitale (Thys van den Audenaerde, 1961), semble unique chez les Téléostéens et ne peut-être interprété sans étude embryologique préalable. Il pourrait en effet s'agir d'un élément neurodermique tubulaire soudé au neurocrâne ou d'une portion de canal entourée passivement par l'ossification supraoccipitale.

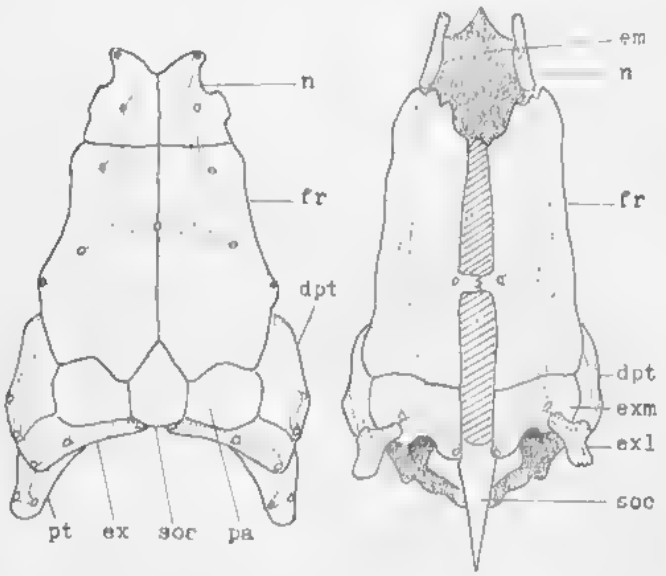


Fig. 39. — Vue dorsale du dermocrâne de *Clenopoma kingsleyae* à gauche (d'après Daget, 1958) et de *Brycon meeki* à droite (d'après Weitzman, 1962) ; le crâne de *Clenopoma* est du type latéropariétal ; chez *Brycon* les pariétaux sont soudés aux extrascapulaires médians ou ont disparu ; dpt, dermoptérotique ; em, ethmoïde médian ; ex, extrascapulaire ; exl, extrascapulaire latéral ; exm, extrascapulaire médian ; fr, frontal ; pa, pariétal ; pt, posttemporal ; soc, supraoccipital.

Chez les Actinoptérygiens primitifs le pariétal était un os dermique situé en arrière du frontal, médianement au dermoptérotique et en avant des extrascapulaires. Bien que l'on connaisse des cas de pariétal impair comme chez *Sinamia* et de pariétal pair dédoublé comme chez *Brookvalia*, l'os était en règle générale unique et pair ; les deux éléments symétriques se joignaient sur la ligne médiane, le dermocrâne étant alors dit du type médiopariétal. Il est possible que le pariétal ait été à l'origine un os à canal et qu'il se soit développé de la même façon que le frontal. Mais par suite de la régression de la partie postérieure du canal supraorbitaire et de sa transformation en ligne de fossettes antérieure dénuée de pouvoir ostéogène, le pariétal est devenu chez les formes évoluées et notamment les Téléostéens

Source : MNHN, Paris

un os de membrane pur. Il se développe sans aucune relation avec les neuromastes des canaux sensoriels, ce qui le distingue nettement des extrascapulaires qui, eux, sont des os à canaux se développant selon le mode tubulaire c'est-à-dire ne comprenant qu'un seul composant.

Les *Salmonidae* du groupe des *Coregonus* ont un dermocrâne médiopariétal ; un extrascapulaire médian est situé en arrière du pariétal et un extrascapulaire latéral en arrière du dermoptérotique. Chez *Salmo*, les pariétaux sont plus réduits ; ils ne se joignent plus sur la ligne médiane étant séparés l'un de l'autre par le supraoccipital. Le dermocrâne est alors dit du type latéropariétal. L'embryologie a permis de vérifier que le pariétal de *Salmo* est bien un os de membrane totalement indépendant des canaux sensoriels alors que l'extrascapulaire unique se développe selon le mode tubulaire. En outre, il y aurait eu extension secondaire du pariétal vers l'arrière, car il est croisé superficiellement par l'extrascapulaire, les deux os ne se soudant pas (Devillers, 1947). Un dermocrâne latéropariétal typique se rencontre également chez *Clenopoma kingsleyae* (Daget, 1958) et *Dactylopterus volitans* (Allis, 1909).

Chez *Cromeria nilotica*, les extrascapulaires médian et latéral sont de simples tubes osseux et le pariétal est soit très réduit (Swinnerton, 1903) soit totalement absent (d'Aubenton, 1961), le dermocrâne étant alors du type apariétal. Chez les Téléostéens le pariétal est en effet un os en régression, l'emplacement laissé libre par sa disparition pouvant être occupé par une extension caudale secondaire du frontal ou une extension vers l'avant de l'extrascapulaire médian. Dans certains cas cependant la disparition du pariétal n'est qu'apparente. C'est ainsi que chez la majorité des *Cyprinidae* les extrascapulaires médians, réduits à des tubes osseux, se soudent à l'extrémité postérieure des pariétaux (Lekander, 1949) ; l'os définitif devra être appelé pariéto-extrascapulaire. En effet, si l'ensemble est comparable aux os à canaux à deux composants, il s'agit en fait de la fusion de deux éléments du dermocrâne primitivement distincts : un pariétal qui joue le rôle de membranodermique et un extrascapulaire qui joue le rôle de neurodermique. Une fusion analogue se produit vraisemblablement chez les *Characoidei*. Mais chez les Téléostéens qui n'ont pas de pariétal individualisé et en l'absence de toute donnée embryologique, il est préférable d'appeler extrascapulaire et non pariétal l'ossification traversée par la commissure supratemporale. Il est en effet probable que dans beaucoup de cas le pariétal a réellement disparu.

E. Série préoperculo-mandibulaire

Le préopercule est un os à canal très constant chez les Téléostéens. Il ne manque que dans certains groupes à crâne faiblement ossifié comme les Saccopharyngiformes. Typiquement il recouvre le bord postérieur de l'hyomandibulaire, le symplectique lorsqu'il en existe un, et le bord inférieur du carré jusqu'à l'articulation de la mâchoire inférieure. Chez les *Siluroidei* qui n'ont pas de symplectique, le préopercule a en quelque sorte, pris la

Source : MNHN, Paris

place de cet os ; il s'est enfoncé et s'est ankylosé avec l'hyomandibulaire dans sa partie dorsale et avec le carré dans sa partie ventrale.

La branche montante du préopercule de beaucoup de Téléostéens atteint le dermoptérotique ou presque. Parfois cependant elle se termine bien au-dessous et on trouve alors le long du canal sensoriel une ossification indépendante située au dessus du préopercule proprement dit et appelée pour cette raison suprapréopercule. Dans la famille des *Salmonidae*, un suprapréopercule existe chez *Salmo* mais manque chez *Coregonus* et *Stenodus*. *Callus* et *Anguilla* en possèdent un. Chez *Chanos* c'est une ossification élargie qui recouvre toute la partie antéro-supérieure de l'opercule (Ridewood, 1904). Beaucoup de *Characidei* et de *Siluroidei* possèdent également un suprapréopercule. Chez *Citharinus* c'est un simple tube osseux assez long qui croise le coin antéro-supérieur de l'opercule mais sans se souder à cet os (Daget, 1962). Chez *Ameiurus nebulosus* il existe deux petits tubes osseux entre le préopercule et le dermoptérotique (Kindred, 1919). Chez les *Clariidae* on observe tous les intermédiaires entre un simple tube osseux comme chez *Channallabes* et une large ossification (= dermosphénotique *auct.*) qui s'étend jusqu'au postorbitaire comme chez *Heterobranchus* (David, 19. 5).

En ce qui concerne le mode de développement, le préopercule de *Salmo* est à deux composants. Le membranodermique est l'une des premières ossifications à apparaître puisque son ébauche existe déjà chez l'alevin à l'éclosion. Mais les relations entre cette ébauche et les neuromastes manquent de netteté ; on observe en effet la poussée d'un blastème juxta-épithélial à partir d'un centre formateur, puis l'enfoncement des ostéoblastes exactement comme dans le cas de l'opercule qui est un os purement de membrane et n'ayant jamais eu aucun rapport avec le système de canaux sensoriels. Le neurodermique apparaît ultérieurement et son développement progresse vers le haut et vers le bas à partir d'un unique centre initiateur situé dans la région médiane où est apparu le membranodermique. Bien plus tardivement, au-dessus du préopercule dont les deux composants se sont soudés très tôt, un neuromaste édifie un morceau de tube osseux qui reste indépendant et constitue le suprapréopercule (Devillers, 1917).

Le préopercule des *Cyprinidae* est également à deux composants ; les neurodermiques peuvent être fusionnés *ab initio* avec le membranodermique comme chez *Leuciscus*, ou en être séparés au début et se souder ultérieurement comme chez *Phoxinus* ou *Tinca*, ou rester toujours séparés comme chez *Nemachilus*. Chez *Cobitis*, en l'absence de canal, le préopercule est réduit à un membranodermique autonomisé (Lekander, 1949). Il en est de même chez *Crumeria nilotica* (d'Aubenton, 1961). Chez *Alburnus* et *Leuciscus* il se forme en outre un élément neurodermique au-dessus du préopercule et cet élément se soude à l'opercule (Lekander, 1949). Ceci montre que les éléments neurodermiques des *Cyprinidae* ont tendance à se souder aux os sous-jacents quels qu'ils soient. Il en résulte des os composites dont les relations avec les canaux sensoriels sont secondaires et sans aucune signification phylogénétique ; le pariétal, auquel se soudent les extrascapulaires et parfois le dernier neurodermique supraorbitaire, en est un autre exemple.

Source : MNHN, Paris

Le préopercule des Téléostéens se développe aussi dans certains cas selon le mode tubulaire et par conséquent à partir d'un seul composant ; il semble bien en être ainsi chez *Distichodus brevipinnis* (Daget, 1959).

La partie antérieure du canal dite mandibulaire est toujours associée, aussi bien chez les Actinoptérygiens primitifs que chez les Téléostéens, à deux os dermiques qui recouvrent latéralement le cartilage de Meckel, le dentaire et l'angulaire. Mais chez les Téléostéens les neuromastes correspondants n'édifient jamais que des éléments tubulaires auxquels on donne le nom de spléniaux alors que le dentaire et l'angulaire se développent très tôt au cours de l'embryogenèse comme des os de membrane purs. Chez *Salmo*, certains *Cyprinidae* comme *Leuciscus* et *Phoxinus* et probablement la grande majorité des Téléostéens, les spléniaux se soudent aux os sous-jacents de façon à constituer un dento-splénial et un angulo-splénial. Chez *Tinca*, les spléniaux restent indépendants. *Nemachilus* possède un splénial indépendant au niveau de l'angulaire et aucun splénial au niveau du dentaire (Lekander, 1949). *Nannocharax* montre un cas analogue de régression des éléments antérieurs de la série spléniale, seul l'angulaire étant traversé par le canal (Daget, 1961). *Cobitis* et *Cromeria*, dont le canal a complètement disparu, n'ont pas de spléniaux mais seulement un angulaire et un dentaire.

Le fait que les spléniaux soient toujours réduits à des neurodermiques et qu'ils se soudent en règle générale au dentaire et à l'angulaire, conduit à supposer que ces deux derniers os sont d'anciens membranodermiques autonomisés chez les Téléostéens. Ce qui a été exposé précédemment sur l'évolution des os à canaux rend cette hypothèse tout à fait plausible. L'autonomisation complète du dentaire et de l'angulaire, sans tendance à régresser, pourrait être liée au rôle particulier que jouent ces deux os à canaux dans le dermocrâne. Ils recouvrent et protègent le cartilage de Meckel toujours faiblement ossifié chez les Téléostéens et participent aux processus d'ouverture ou de fermeture de la bouche et de préhension de la nourriture. Le dentaire doit de plus son nom au fait qu'il porte les dents de la mâchoire inférieure.

Les angulaires et surtout les dentaires des Téléostéens présentent de nombreuses particularités morphologiques en relation avec la dentition ou le mode d'ouverture de la bouche. Par exemple chez les *Cyprinidae* à bouche protractile, le dentaire dénué de dents porte une apophyse dorsale ascendante ; lorsque la mâchoire inférieure est projetée vers le bas et poussée en avant par la musculature, l'apophyse ascendante du dentaire se redresse et, agissant comme une came, projette à son tour vers l'avant le maxillaire et le prémaxillaire (Fiebiger, 1931).

Le dentaire et l'angulaire sont généralement placés dans le prolongement l'un de l'autre et rendus solidaires par une synarthrose. Mais chez certains *Citharinidae* ils sont articulés par chevauchement latéral, l'angulaire passant sous le dentaire et les faces des deux os en contact étant réunies par du tissu libreux. Déjà esquissé dans le genre *Nannocharax*, ce type d'articulation est bien caractérisé surtout dans le genre *Distichodus*. Non seulement le dentaire recouvre presque entièrement l'angulaire, mais les

Source : MNHN, Paris

deux os ont pivoté l'un par rapport à l'autre jusqu'à faire un angle de 15° (Monod, 1950). Dans le mouvement de fermeture de la bouche, la mâchoire inférieure agit comme un levier, le point d'appui étant l'articulation avec le suspensorium, la puissance étant représentée par les muscles adducteurs et la résistance par l'objet saisi entre les dents. On remarquera que l'articulation réalisée chez *Distichodus* tend à reporter le point d'application de la puissance en arrière du point d'appui c'est-à-dire à transformer le levier qui était du troisième genre en un levier du premier genre. Cette mâchoire inférieure très spécialisée correspond vraisemblablement à une adaptation au régime alimentaire des *Distichodus* qui coupent avec leurs dents les tiges et les feuilles des végétaux supérieurs immergés (Daget, 1959).

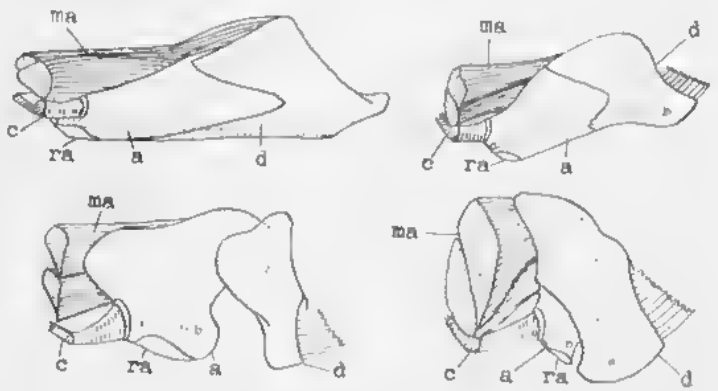


Fig. 10. — Vue latérale de la mâchoire inférieure droite de quatre *Citharinidae* : en haut à gauche, *Citharinus distichodoides*, en haut à droite, *Paradistichodus dimidiatus*, en bas à gauche, *Nannocharax fasciatus* et en bas à droite, *Distichodus brevipinnis* (d'après Daget, 1958-1959-1961-1962) ; chez *Citharinus* et *Paradistichodus* l'articulation dentaire-angulaire est normale, chez *Nannocharax* et *Distichodus* elle est du type dit « par chevauchement latéral » ; a, angulaire ; c, carré ; d, dentaire ; ma, muscles adducteurs ; ra, rétroarticulaire.

La façon dont les dentaires sont unis entre eux à la symphyse présente aussi d'intéressantes variations. Le plus souvent les os droit et gauche sont simplement en contact et unis par des ligaments, ce qui permet à la bouche de s'élargir en s'ouvrant comme chez les formes carnassières qui ont à ingérer des proies volumineuses ; l'articulation symphysaire est alors une syndesmose. Des articulations beaucoup plus complexes ont été décrites chez certains *Characoidei* : telles sont les charnières « à tenons cannelés » des *Alestes*, les charnières « verrouillées » des *Hydrocyon* et les charnières « à double pivot » des *Hepsetus* (Monod, 1950). L'articulation symphysaire est alors une diarthrose. Une articulation ankylosée par engrènement des deux dentaires et dérivant secondairement d'une syndesmose a été signalée chez les adultes de *Distichodus brevipinnis* (Daget, 1959). Enfin lorsque les deux dentaires sont soudés, la symphyse est une synostose ; la bouche est alors indéformable dans le sens latéral.

Source : MNHN, Paris

Quels que soient les rapports phylogénétiques qui aient pu exister entre les formations dentaires et les os dermiques des Vertébrés primitifs, les dents des Téléostéens sont des éléments osseux tout à fait indépendants, en ce qui concerne leur ontogenèse, des os qui les supportent. Qu'elles prennent naissance en surface à partir d'une crête ou d'une aire dentaire, ou en profondeur dans un alvéole dentaire, ces dents s'uniraient toujours à l'os sous-jacent par des fibres collagènes analogues aux fibres de Sharpey. Lorsque ces libres sont longues, elles restent souples et élastiques, la dent mobile pouvant alors s'incliner dans un sens ou dans l'autre. Lorsque ces

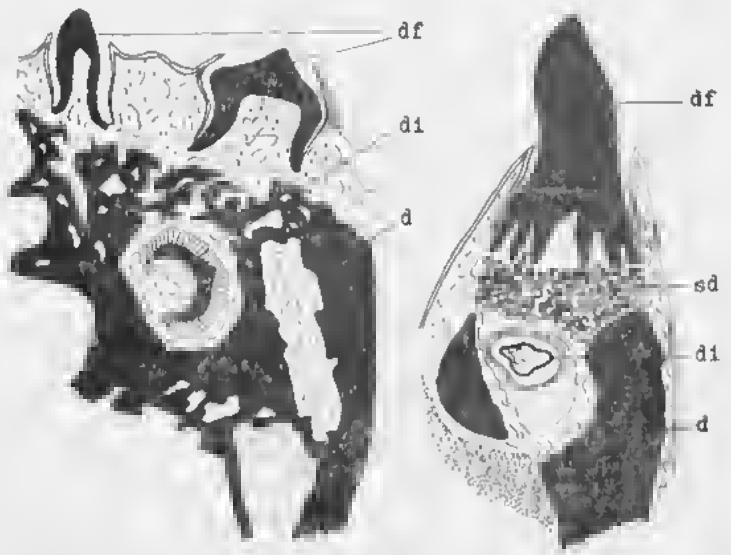


FIG. 11. — Coupes transversales du dentaire d'un *Alestes leuciscus* à gauche et d'un *Hydrocyon* à droite, montrant les dents fonctionnelles implantées sur le dessus du denture et les dents incluses non fonctionnelles dans des alvéoles à l'intérieur du dentaire ; noter le socle dentaire en os spongieux chez *Hydrocyon* (d'après MONOD, 1950) ; d, dentaire ; df, dents fonctionnelles ; di, dents incluses ; sd, socle dentaire.

fibres sont courtes, elles peuvent se calcifier, la dent se soudant alors directement à l'os, le plus souvent sur une petite éminence dite socle dentaire, ou par l'intermédiaire d'une pièce osseuse, formée indépendamment de l'os dentifère, mais de même nature que ce dernier. Enfin lorsque les dents prennent naissance dans un alvéole, elles sont rattachées à la paroi alvéolaire interne par des trabécules osseuses. On observe d'ailleurs tous les intermédiaires entre ces divers types d'implantation et de liaison. Dans la famille des *Gadidae* par exemple, *Merluccius merluccius* a des dents fixes et des dents mobiles ; ces dernières ne sont munies d'un ligament que sur leur bord interne, de sorte qu'elles peuvent basculer vers l'intérieur de la bouche pour laisser rentrer les proies et reprennent ensuite leur position

Source : MNHN, Paris

initiale pour empêcher les proies de ressortir. Les dents de *Gadus callarias*, munies d'un ligament sur toute leur périphérie, sont moins mobiles. Quant aux dents de *Gadus aeglefinus*, munies d'un épaulement annulaire qui s'emboîte dans le socle, elles sont à peu près fixes (Tomes, 1899).

Chez certains *Citharinidae* comme *Xenocharax spilurus*, les dents sont implantées sur deux crêtes osseuses parallèles séparées par une dépression. Chaque dent fonctionnelle peut être remplacée par une dent qui se développe à sa base et du côté interne. Chez les *Distichodus*, dont la dentition est déjà très spécialisée, la dépression s'est transformée en une profonde gouttière et les dents ont glissé le long de la face interne des crêtes osseuses ; les dents de remplacement de la série externe sont complètement à l'intérieur de la gouttière, mais possèdent la même orientation que les dents fonctionnelles (Daget, 1960). Chez un *Characidae* comme *Hepsetus*, il existe également deux crêtes osseuses portant chacune une série de dents fonctionnelles, mais les dents de remplacement sont couchées dans la gouttière médiane et doivent subir une rotation de 90° pour se redresser et pouvoir devenir fonctionnelles à leur tour. Quant aux *Hydrocyon*, ils n'ont plus qu'une seule série de dents, celle de la crête externe. La gouttière est cloisonnée et forme des alvéoles autour des dents de remplacement, mais celles-ci ne peuvent plus venir relayer leurs homologues fonctionnelles bien qu'elles aient exactement la même structure (Monod, 1950).

Les dentaires des *Scaridae* sont apparents et forment une sorte de bec broyeur. Les dents se développent à l'intérieur d'un alvéole et viennent ensuite percer à la surface des os qu'elles contribuent à renforcer. Chez *Pseudoscarus*, la percée dentaire est acrodonte, c'est-à-dire qu'elle s'effectue à la crête de l'os alors que chez *Scarus* la percée dentaire est pleurodonte c'est-à-dire qu'elle s'effectue à la face externe de l'os. Dans les deux cas, c'est l'usure de l'os dentifère qui rend fonctionnelles les générations successives de dents (Boas, 1879). Les Tetraodontiformes ont également des dentaires apparents et des dents qui prennent naissance dans un alvéole. Mais ces dents se soudent entre elles et au dentaire qui possède à la fois un bord tranchant et une surface broyeuse du côté interne.

F. Os de membrane purs

Les os de membrane purs du dermocrâne sont des os sans relations avec le système de canaux sensoriels et dans la genèse desquels les neuromastes n'exercent aucune induction directe. Le déterminisme de la formation des os de cette catégorie est inconnu. Comme il n'y a en définitive aucune différence d'ordre ontogénétique entre un os de membrane pur et un membranodermique autonomisé, on a émis l'hypothèse que les os de membrane purs proviendraient d'anciens os à canaux à deux composants dont le neurodermique aurait disparu soit que les neuromastes correspondants aient eux-mêmes disparu, soit qu'ils aient perdu leur pouvoir d'invagination et leur activité ostéogène primitifs. On a vu qu'une telle interprétation paraissait pouvoir être acceptée dans certains cas et notamment pour le pariétal.

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne l'origine du pariétal, d'autres hypothèses ont cependant été proposées pour tenter d'expliquer à la fois la genèse de cet os et sa tendance à régresser, tendance qui se manifeste non seulement chez les Téléostéens mais aussi dans plusieurs lignées d'Actinoptérygiens fossiles moins évolués. La plus intéressante est la suivante : le blastème à partir duquel se développe le pariétal proviendrait de la prolifération du blastème ou des blastèmes qui édifient le membranodermique ptérotique. Le pariétal dériverait alors indirectement de l'activité ostéogène des neuromastes responsables de l'édification du dermoptérotique. A l'appui de cette hypothèse on a constaté chez *Amia calva* l'existence de traînées mésenchymateuses reliant les deux ébauches ptérotiques aux deux ébauches pariétales. Ces traînées traduiraient une véritable migration d'ostéoblastes partant des ébauches ptérotiques pour aller former les blastèmes pariétaux (Pehnson, 1940). Le point important à souligner c'est que les traînées en question existent seulement dans l'espace compris entre les deux ébauches et non sur tout le pourtour du pariétal comme cela devrait se produire si elles représentaient des cheminements d'ostéoblastes venus de tout le mésenchyme céphalique vers le centre d'attraction constitué par l'ébauche pariétale (Devillers, 1950). Par ailleurs l'hypothèse expliquerait de façon satisfaisante l'évolution des pariétaux chez les Téléostéens dont le dermocrâne primitivement médiopariétal deviendrait latéropariétal puis apariétal par réduction progressive du blastème bourgeonne. Il n'est pas douteux que dans l'évolution du dermocrâne les phénomènes de prolifération et de fragmentation de blastèmes ont joué un rôle non négligeable. Les Téléostéens offrent plusieurs exemples d os de membrane qui se sont réellement fragmentés. Mais le fait que *Nemarhilus barbatula*, dont le membranodermique ptératique a disparu, possède un pariétal (Lekander, 1949) est nettement en défaveur d'une interprétation de ce genre pour le pariétal des Téléostéens.

Le dentaire et l'angulaire pourraient également être considérés comme des membranodermiques autonomisés, ainsi qu'il a été dit plus haut. Toutefois ils présentent de si grandes analogies, au double point de vue du mode de développement et du rôle fonctionnel, avec le prémaxillaire et le maxillaire qu'il paraîtrait logique de leur attribuer la même origine et une évolution comparable. Or le prémaxillaire et le maxillaire des Téléostéens ne sont jamais associés, même secondairement, aux canaux sensoriels ; il est vraisemblable qu'il en ait toujours été de même chez les formes ancestrales.

Un prémaxillaire, en tant qu'os indépendant, faisait défaut chez beaucoup d'Actinoptérygiens primitifs. Les maxillaires droit et gauche se rejoignaient rostralement sur la ligne médiane comme chez *Cornuboniscus*, ou se terminaient plus ou moins en retrait et le bord antérieur de la bouche était formé par des os à canaux de la série infraorbitaire, notamment les rostraux, portant ou non des dents. Chez *Canobius elegantulus*, les dents antérieures sont implantées sur les rostraux qui bordent la bouche en avant des maxillaires ; mais chez *Canobius ramsayi*, les rostraux sont exclus de la bordure buccale par un petit prémaxillaire impair coincé entre les extrémités des deux maxillaires. Ceci suggère l'existence possible de deux petits

Source : MNHN, Paris

composants prémaxillaires chez *Canobius*, composants qui auraient été soudés aux rostraux dans le premier cas, individualisés et soudés entre eux dans le second cas. Toujours est-il qu'un prémaxillaire pair, situé dans

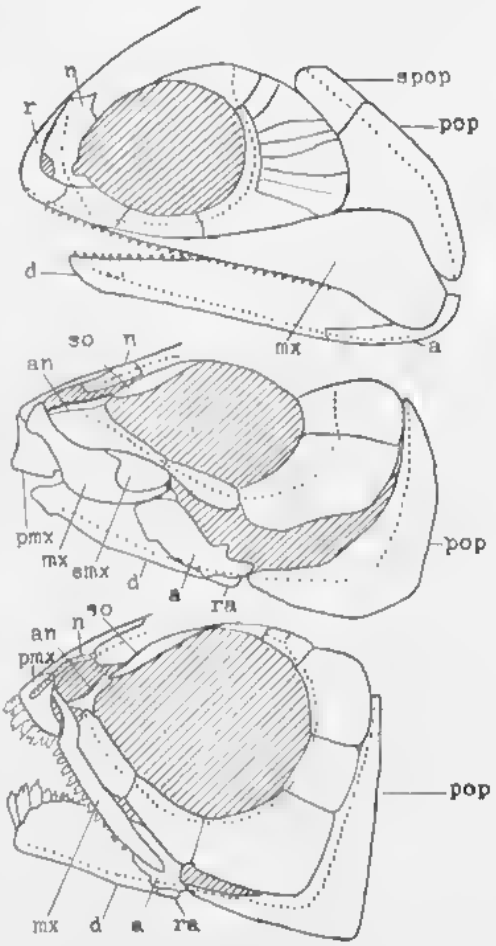


FIG. 12. — Os dermiques des mâchoires chez *Borcosomus gilliuti* en haut (d'après LEHMAN, 1958), *Coregonus hiemalis* au milieu (d'après BERG, 1955) et *Brycon meeki* en bas (d'après WIRTZMAN, 1962). *Borcosomus* est un Actinoptérygien primitif à suspensorium très incliné et sans prémaxillaire ; *Coregonus* et *Brycon* sont des Téléostéens à suspensorium redressé, à maxillaire réduit accompagné d'un prémaxillaire ; *Coregonus* possède en outre un supramaxillaire ; a, angulaire ; an, nasal ; d, dentaire ; mx, maxillaire ; n, nasal ; pmx, prémaxillaire ; pop, préopercule ; ra, rétroarticulaire ; so, supraorbitaire ; smx, supramaxillaire ; spop, supraopercule.

le prolongement du maxillaire et au-dessous des os à canaux existait déjà chez *Cheirolepis* et devient général chez les Actinoptérygiens évolués et notamment chez les Téléostéens. Le prémaxillaire de ces derniers tend même

Source : MNHN, Paris

à devenir plus important que le maxillaire et à exclure ce dernier de la bordure de la bouche comme cela se produit par exemple dans le groupe des *Siluroidei*, dont le maxillaire est réduit au rôle de porte-barbillon.

Les prémaxillaires des Téléostéens présentent les mêmes modifications relatives à l'implantation des dents que celles qui ont été signalées précédemment à propos des dentaires. Ces os sont en effet directement opposés les uns aux autres dans les mouvements d'ouverture et de fermeture des mâchoires. Il existe cependant entre eux une différence importante à noter. Alors que les dentaires sont solidaires du splanchnocrâne, étant étroitement liés au cartilage de Meckel, les prémaxillaires sont indépendants du palato-carré ; ils sont immobiles et reliés directement au neurocrâne ou mobiles, notamment lorsque la bouche est protractile, et leur liaison avec le neurocrâne est alors plus ou moins lâche.

Les prémaxillaires possèdent souvent une apophyse ascendante qui s'appuie sur la région ethmoïdienne du neurocrâne ou glisse le long de celle-ci lorsque le prémaxillaire est mobile. Cette apophyse atteint son développement maximum chez les *Callionymoidei* ; elle se loge dans une fosse profonde limitée principalement par les ethmoïdes latéraux qui, dans ce groupe, ont glissé secondairement en avant de l'ethmoïde médian. Chez *Lophius piscatorius* et *Batrachoides didactylus*, dont la mâchoire supérieure est protractile, les prémaxillaires portent, articulé près de la symphyse, un élément osseux indépendant. Cet élément a été considéré comme homologue de l'apophyse ascendante que l'on rencontre au prémaxillaire de beaucoup d'autres Téléostéens et dont l'individualisation aurait pu être provoquée à l'origine, chez les *Batrachoidoidei* et les *Lophiidae*, par des phénomènes d'ordre purement mécanique (Monod, 1960).

On a vu en outre que des éléments cartilagineux dits subprémaxillaires, qui peuvent se réduire à un élément impair et s'ossifier, assurent parfois la liaison entre les prémaxillaires et le neurocrâne. *Cyprinus carpio* par exemple, dont la bouche est protractile, possède un petit os médian relié d'une part à l'ethmoïde médian et d'autre part aux prémaxillaires par des ligaments. Une liaison d'un type très particulier entre le prémaxillaire et le neurocrâne se rencontre dans le genre *Stylephorus*. La mâchoire inférieure est très longue ; lorsque les muscles dorsaux antérieurs se contractent, le crâne se redresse, la mâchoire inférieure est poussée en avant et entraîne dans son mouvement les prémaxillaires et les maxillaires qui ne sont alors reliés au crâne que par un vaste repli membraneux (Regan, 1924).

Le maxillaire des Actinoptérygiens primitifs était caractérisé par la présence d'une longue et haute plaque postorbitaire encastrée dans l'angle formé par le préopercule qui avait la même inclinaison que l'hyomandibulaire. Au cours de l'évolution le suspensorium s'est redressé et la partie postorbitaire du maxillaire s'est progressivement réduite ; en outre il est apparu à son emplacement une plaque osseuse indépendante dite supramaxillaire. Des supramaxillaires existent encore chez les Téléostéens les moins spécialisés. Les *Clupeidae*, les *Albulidae*, les *Elopidae* en possèdent un ou deux. *Salmo*, *Esox* et *Sphyraena* en ont un. Un supramaxillaire existe également chez les *Psettodoidei* alors qu'il fait défaut chez les *Pleuronectoidei*

Source : MNHN, Paris

plus évolués. Parmi les Perciformes, ce sont de même les formes les moins spécialisées qui en possèdent un. On notera à ce sujet que l'angulaire des Actinoptérygiens primitifs était souvent accompagné lui aussi d'un supra-angulaire, mais cet élément osseux n'a jamais été signalé chez les Téléostéens.

L'ensemble prémaxillaire-maxillaire présente de nombreuses variations dans les lignées spécialisées de Téléostéens. Chez les Giganturiformes, les prémaxillaires sont absents ou soudés aux maxillaires qui forment à eux

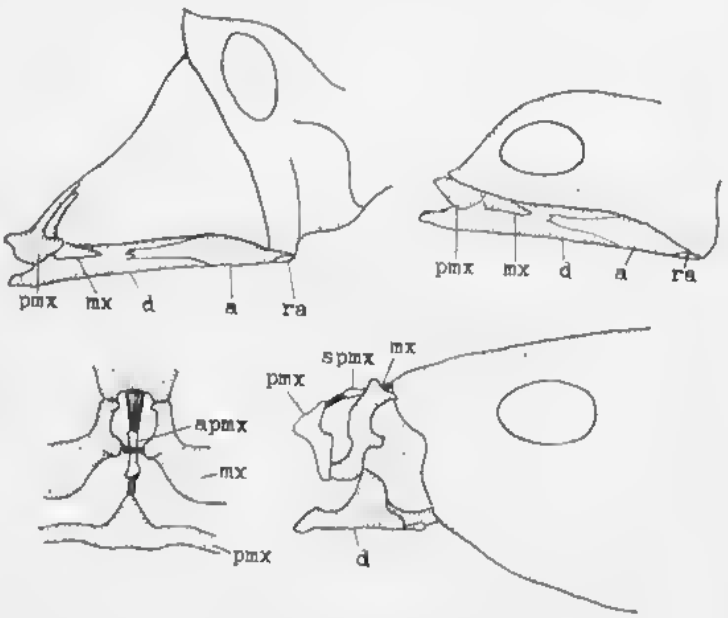


FIG. 13. — Os dermiques des mâchoires chez *Stylephorus chordatus* en haut, en position d'ouverture à gauche et de fermeture à droite (d'après REGAN, 1924) ; appareil protracteur buccal de *Cyprinus carpio* en bas, en position d'ouverture à droite et vu du dessus à gauche (d'après FIEBIGER, 1931) ; a, angulaire ; d, dentaire ; mx, maxillaire ; pmx, prémaxillaire ; ra, rétroarticulaire ; spmx, sulcprémaxillaire.

seuls la bordure buccale supérieure (REGAN, 1925). Chez les *Stomiatoidei* les prémaxillaires peuvent être soudés ou non aux maxillaires et ceux-ci soudés ou non à la région ethmoïdienne du crâne (BEEBE et CRANE, 1939). Chez *Anguilla vulgaris*, les maxillaires sont parmi les premiers os à apparaître puisqu'ils sont présents et portent des dents dès le stade de 5 mm. Les prémaxillaires par contre, qui sont fusionnés et situés sur la face dorsale du cartilage ethmoïdien, n'apparaissent que beaucoup plus tard au stade de 78 mm (NORMAN, 1926). Comme chez tous les Anguilliformes ils se soudent au cours de la métamorphose avec le neurocrâne et le vomer pour former un complexe prémaxillo-ethmo-vomérien. Chez les *Opisthoproctidae*, les prémaxillaires et aussi parfois les maxillaires disparaissent (CHAPMAN,

Source : MNHN, Paris

1912). *Monognathus* et probablement aussi tous les Saccopharyngiformes ont perdu maxillaires et prémaxillaires.

Une curieuse atrophie progressive de l'armature buccale a été décrite au cours de la métamorphose que subissent les mâles de *Ceratioidei*. Les dents disparaissent, les prémaxillaires se résorbent totalement ou presque et dans certains cas les maxillaires sont aussi partiellement réduits. En même temps, par concrescence d'épines cutanées, se développent de nouvelles pièces osseuses impaires aux extrémités des mâchoires. Ainsi se forment un denticulaire supérieur et un denticulaire inférieur (Bertelsen, 1951). Il convient d'ajouter que le denticulaire supérieur entre en relation avec le ptérygophore et les muscles de l'*illicium*, dispositif anatomique absent chez les mâles mais développé de façon caractéristique chez les femelles de ce sous-ordre.

Certains Téléostéens possèdent un os de membrane pur, dit supraorbitaire, le long du bord antéro-latéral du frontal. Cet os dermique existe chez beaucoup de *Clupeidae*, les *Elopidae*, *Salmo*, *Chanos*, les *Characoidei*, les *Cyprinoidei*, etc... Un peu plus en avant, entre le nasal et le premier os de la série infraorbitaire se trouve souvent un autre os de membrane pur qui sera appelé ici adnasal. On l'a signalé chez la plupart des *Characoidei* à l'exception de quelques formes comme *Hoplias malabaricus* où il ne constitue pas une ossification distincte (Weitzman, 1962). Chez *Cromeria nilotica*, de même que le supraorbitaire est accolé le long du membranodermique frontal, l'adnasal est accolé au membranodermique du premier infraorbitaire (d'Aubenton, 1961). Le quadrato-jugal était un os de recouvrement situé chez les Actinoptérygiens primitifs entre le maxillaire et le préopercule, près de l'articulation entre les deux mâchoires ; dans beaucoup de lignées fossiles il a tendance à disparaître. Cependant on en trouve encore trace chez quelques Téléostéens. Chez *Salmo* par exemple le quadrato-jugal s'est enfoncé en profondeur et son ébauche, apparue comme celle d'un os indépendant, se soude au carré dont elle forme à l'état adulte une apophyse postérieure.

A côté des os de membrane purs signalés précédemment et qui existaient chez les Actinoptérygiens primitifs, d'autres de formation plus récente caractérisent certaines lignées téléostéennes. Le dermarticulaire appartient à cette dernière catégorie. C'est un petit os dermique, sans rapport avec le canal mandibulaire, et qui reste parfois indépendant à l'état adulte mais se soude le plus souvent aux autres ossifications dermiques de la mâchoire inférieure ou même envahit le cartilage de Meckel lorsque l'autarticulaire proprement dit a disparu. Un dermarticulaire a été décrit chez *Phoxinus phoxinus* comme une ébauche distincte de l'ossification de l'angulaire et de celle du rétroarticulaire (Lekander, 1949). Chez *Salmo* le dermarticulaire apparaît également comme une ébauche indépendante, ventralement à l'angulaire auquel elle se soude ultérieurement.

Enfin on connaît de petits os dermiques de remplissage, ou os anamestiques au sens restreint du terme, qui se forment par exemple entre deux os à canaux habituellement jointifs. Chez *Dactylopterus*, un os dit pontinal s'intercale entre la série infraorbitaire et le préopercule (Allis,

Source : MNHN, Paris

1909). Chez *Stenodus*, un petit os a été décrit sur la face externe de la mandibule entre l'angulaire et le dentaire (Tchernavin, 1923). Chez *Umbra*, il existe un petit os occupant une position analogue mais situé le long du canal sensoriel mandibulaire alors que celui de *Stenodus* est loin du canal (Berg, 1955). Le déterminisme de la formation de ces os de remplissage est inconnu.

III. — Splanchnocrâne

Le splanchnocrâne adulte comprend les éléments du splanchnocrâne embryonnaire cartilagineux, décrits plus haut, qui s'ossifient plus ou moins complètement et aussi un certain nombre d'ossifications qui rentrent dans la catégorie des os de membrane. Les unes se développent dans la paroi bucco-pharyngienne, les autres dans le repli operculaire et les replis de la membrane branchiostège. Les os dermiques de cette seconde catégorie sont étroitement associés à l'arc hyoïde ; ils forment une série qui sera appelée ici série operculaire ; composée d'os mobiles sous l'action de muscles particuliers, elle joue un rôle important dans le mécanisme des mouvements auxquels l'ensemble du splanchnocrâne se trouve soumis. Un exposé sommaire de ces mouvements constitue d'ailleurs une introduction indispensable à l'étude morphologique du splanchnocrâne adulte des Téléostéens.

A. Mouvements du splanchnocrane

Aussi variés que complexes, les plus importants d'entre eux sont les mouvements de respiration et ceux de préhension puis de déglutition des proies. Les premiers sont les plus simples. Le mécanisme respiratoire ne fait guère intervenir en effet que les arcs viscéraux, dont la structure morphologique à l'état cartilagineux a déjà été décrite, et les os de la série operculaire.

Le cycle respiratoire des Téléostéens comprend deux temps. Dans le premier temps, il y a dilatation des cavités branchiales et de la cavité bucco-pharyngienne ; l'ensemble fonctionnant comme une pompe aspirante crée une dépression donc un appel d'eau. Celle-ci rentre par la bouche qui s'entrouve alors que les orifices operculaires sont hermétiquement clos par le bord des membranes operculaires et branchiostèges soumises à la pression extérieure. Ces membranes forment un véritable clapet s'appliquant sur les *cléithra* et les *hypercléithra* qui délimitent vers l'arrière les cavités branchiales. Dans le deuxième temps, il y a contraction des cavités branchiales et de la cavité bucco-pharyngienne ; l'ensemble fonctionne alors comme une pompe foulante ; les mâchoires étant fermées et l'orifice buccal clos par des valvules internes membraneuses, l'eau ne peut s'échapper que par les orifices branchiaux. Ces deux mouvements inverses d'inspiration et d'expiration sont synchronisés avec les pulsations cardiaques. Tout se passe comme si l'afflux sanguin aux branchies déclenchait le mécanisme de l'inspiration ou, ce qui conduit au même résultat, comme si le mouve-

Source : MNHN, Paris

ment d'expiration déclenchait le mécanisme de la contraction cardiaque (Willem, 1941).

La dilatation des cavités branchiales et bucco-pharyngienne est obtenue par le jeu de la musculature abductrice des arcs branchiaux et de l'arc hyoïde. Les segments ventraux des arcs sont redressés, ce qui a pour effet d'ouvrir les V formés par les épibranchiaux et les cératobranchiaux dont l'ensemble est en outre écarté du plan de symétrie du corps. Les os de la série operculaire, qui se recouvrent partiellement comme les rayons d'un éventail, sont également écartés les uns des autres par leurs propres muscles abducteurs. Enfin le plafond buccal est soulevé par la contraction du muscle élévateur du palato-carré et la mâchoire inférieure est tirée vers le bas et vers l'arrière de façon à ouvrir la bouche. La contraction des mêmes cavités est obtenue par le jeu antagoniste de la musculature adductrice. Les épibranchiaux et les cératobranchiaux sont alors rabattus les uns sur les autres et rapprochés du plan de symétrie du corps ; les os de la série operculaire reprennent leur position de repos, le plafond buccal s'abaisse et la bouche se referme (Hensche, 1939).

Ces divers mouvements ne sont possibles et n'ont d'efficience fonctionnelle que grâce à des dispositifs anatomiques dont certains sont caractéristiques des Téléostéens. Les différentes pièces squelettiques du splanchnocrâne impliquées dans ces mouvements doivent tout d abord être articulées entre elles de façon très souple et leur jeu doit être parfaitement coordonné. Il convient de noter à ce point de vue que, si la méthyostylie telle qu'elle est réalisée chez les Téléostéens tend plutôt à l'ankylose de l'hyomandibulaire, l'intervention d un élément supplémentaire dans la constitution de l'arc hyoïde, le stylohyal, donne par contre au cératohyal une plus grande mobilité. D'autre part, une liaison étroite s'est établie chez les Téléostéens entre l'opercule et les rayons branchiostèges qui, par l'intermédiaire du subopercule et de l'interopercule, forment une série continue. L'opercule est mobile autour de l'apophyse operculaire de l hyomandibulaire sur laquelle s'insère une musculature operculaire différenciée. Les rayons branchiostèges, supportés par le cératohyal, sont également mus par des muscles spéciaux insérés sur le cératohyal et dont certains faisceaux sont abducteurs et d'autres adducteurs. Ces particularités conféreraient aux Téléostéens une véritable supériorité respiratoire sur les autres Poissons osseux (Woskoboinikoff, 1932).

La dilatation des cavités branchiales qui s'effectue dans le sens horizontal joue un rôle plus important lors de l'inspiration que la dilatation de la cavité bucco-pharyngienne qui s'effectue surtout dans le sens vertical, l'inverse ayant lieu lors de l'expiration. D'autre part, les cavités bucco-pharyngienne et branchiales ne fonctionnent jamais synchroniquement, du fait de l'inertie des clapets operculaires et branchiostèges. Les mouvements de contraction et de dilatation débutent donc dans le bucco-pharynx et s'achèvent dans les cavités branchiales. Ceci est particulièrement visible chez les formes sédentaires ou fouisseuses dont les mouvements respiratoires sont très amples mais très lents et se propagent de l'avant vers l'arrière. En relation avec ce mode de respiration, les cavités branchiales sont vastes

Source : MNHN, Paris

et les orifices operculaires réduits afin de freiner l'évacuation de l'eau au cours des expirations. Par contre chez la plupart des formes nectoniques, chaque inspiration est suivie d'un arrêt, la bouche et les orifices operculaires restant ouverts. Le déplacement même du poisson dans son milieu suffit pour entretenir un courant d'eau sur les branchies. Les cavités branchiales sont alors réduites mais largement ouvertes vers l'arrière (Willem, 1917).

D'autres modalités respiratoires se rencontrent encore chez certains Téléostéens spécialisés, par exemple les formes torrenticoles dont la bouche est transformée en organe de fixation. L'entrée de l'eau se fait soit par des sillons creusés sur la face ventrale du museau et aboutissant à l'orifice buccal comme dans le genre *Sawellia* (Hora et Law, 1919), soit par la partie supérieure de l'orifice operculaire spécialement modifiée à cet effet comme dans le genre *Gyrinocheilus* (Smith, 1931). Ce sont alors les clapets operculaires qui jouent le rôle principal dans le mécanisme de la respiration.

Dans les mouvements respiratoires, il suffit que la bouche s'entrouvre pour laisser l'eau rentrer, et que les dilatations et contractions successives du splanchnocrâne fassent circuler cette eau sur les branchies. Mais lors de la préhension et de la déglutition des proies, la bouche doit s'ouvrir largement et le pharynx se dilater au maximum ; ces mouvements, qui atteignent une ampleur extraordinaire chez certains Téléostéens spécialisés, font intervenir toutes les parties du crâne, la ceinture scapulaire et les vertèbres cervicales.

Sous l'effet de la contraction des muscles dorso-latéraux des myotomes antérieurs, muscles qui s'insèrent d'une part sur les arcs neuraux des premières vertèbres et d'autre part sur la région dorso-postérieure du neurocrâne, les vertèbres cervicales et le neurocrâne sont relevés dans un plan vertical, le museau pointant vers le haut. Dans ce mouvement sont naturellement entraînés le système suspenseur des mâchoires et le palato-carré tous deux solidaires du neurocrâne. Le mouvement inverse d'abaissement dans un plan vertical est obtenu par la contraction des muscles ventro-latéraux du corps, insérés sur les arcs hémaux des vertèbres antérieures et sur la face ventrale du neurocrâne. Or lorsque le crâne se redresse, la contraction des muscles ventraux des myotomes antérieurs tire la ceinture scapulaire vers le bas et vers l'arrière. Comme cette ceinture scapulaire est rattachée plus ou moins étroitement à la région occipitale du neurocrâne par sa partie supérieure et notamment par l'intermédiaire du posttemporal, c'est sa partie ventrale seule qui est écartée du neurocrâne. Les arcs branchiaux sont également reliés par des muscles à la ceinture scapulaire et le mouvement de celle-ci vers le bas et vers l'arrière a pour effet d'entraîner la partie inférieure de tous les arcs branchiaux et les copules, donc d'ouvrir la cavité pharyngienne pour donner libre passage aux proies vers l'œsophage.

Ces divers mouvements qui s'effectuent principalement dans le sens vertical font entrer en jeu un élément particulièrement important au point de vue mécanique, le cératohyal. Par son extrémité antérieure il est relié à la copule et par son extrémité postérieure au point d'articulation des mâchoires. Du fait que la copule est tirée vers l'arrière par la ceinture scapulaire alors que le point d'articulation des mâchoires est déplacé vers

Source : MNHN, Paris

l'avant quand le crâne se relève, le cératohyal est obligé de pivoter et son extrémité postérieure de s'écarter du plan de symétrie du corps. Ceci a pour résultat de dilater la cavité bucco-pharyngienne dans le sens horizontal

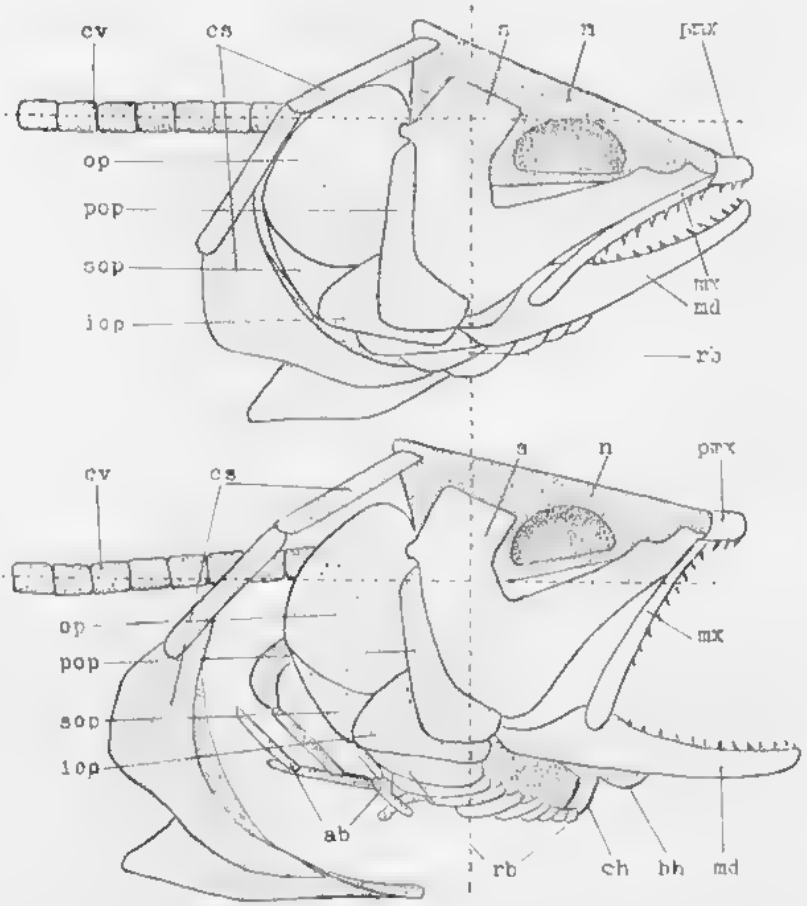


FIG. 44. — Schéma de la tête d'un Téléostéen normal, bouche fermée et cavité bucco-pharyngienne contractée en haut, bouche ouverte et cavité bucco-pharyngienne dilatée au maximum en bas (d'après TCHERNAVIN, 1918) ; ab, arcs branchiaux ; hh, basihyal ; ch, cératohyal ; cs, ceinture scapulaire ; cv, colonne vertébrale ; iop, interopercule ; md, mâchoire inférieure ; mx, maxillaire ; n, neurocrâne ; op, opercule ; pmx, prémaxillaire ; pop, préopercule ; rb, rayons branchiostèges ; s, suspensorium ; sop, subopercule.

en forçant les articulations des mâchoires elles-mêmes à s'écarter latéralement. Durant ce dernier mouvement la résistance qui s'exerce sur le cératohyal est très grande ; ce serait la raison pour laquelle cet élément de l'arc hyoïde a acquis une forme massive et s'ossifie en deux ou trois parties séparées par des zones cartilagineuses, ce qui lui confère une certaine souplesse sans

Source : MNHN, Paris

nuire pour autant à ses qualités mécaniques. Quant à la mâchoire inférieure, son ouverture est commandée par les muscles génio-hyoïdiens insérés sur les cératohyaux. Une contraction de ces muscles force la mâchoire à s'abaisser ; une relaxation des mêmes muscles et une contraction de l'adducteur de la mandibule relèvent la mâchoire. Ce dernier mouvement peut s'effectuer alors que les cavités pharyngiennes et branchiales restent dilatées au maximum (Tchernavin, 1918).

Chez la plupart des Téléostéens, les mouvements précédemment décrits sont d'amplitude relativement restreinte. Mais il n'en est pas de même chez certains prédateurs, surtout parmi les formes bathypélagiques telles que les *Malacosteidae*, les *Saccopharyngidae*, les *Melanostomiatidae*, les *Chauliodidae* qui ont acquis une spécialisation permettant un élargissement

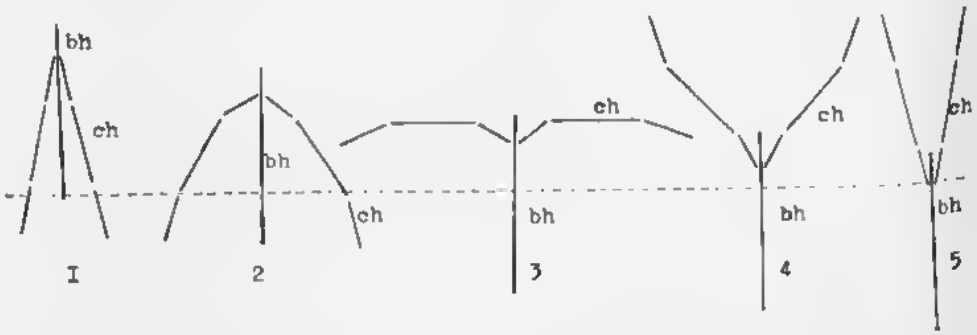


Fig. 15. — Schéma du mouvement du basihyal et des cératohyaux lorsque la cavité bucco-pharyngienne se dilate ; 1, position bouche fermée et cavité bucco-pharyngienne contractée ; 2, position lorsque la cavité bucco-pharyngienne est dilatée au maximum chez un Téléostéen normal ; 3, position de dilatation maxima chez la plupart des prédateurs bathypélagiques ; 4 et 5, positions extrêmes atteintes chez certains Téléostéens bathypélagiques (d'après Tchernavin, 1918) ; bh, basihyal ; ch, cératohyal.

considérable de l'entonnoir pharyngien et l'ingestion de proies énormes. Dans son mouvement vertical de relèvement, le neurocrâne peut basculer de 90° ; la partie distale du carré et l'articulation des mâchoires qui, en position de repos, se trouve sous la région occipitale ou même en arrière de celle-ci, sont projetées en avant de l'extrémité rostrale du crâne. Afin de permettre un tel basculement, l'insertion des muscles dorso-latéraux est reportée plus loin vers l'avant de la région dorsale du neurocrâne que chez les autres Téléostéens et l'insertion des muscles antagonistes s'avance jusque sous la région ethmoïdienne. Les vertèbres cervicales sont en outre complètement modifiées. Les apophyses neurales et hémales acquièrent un grand développement alors que les centres sont réduits et que l'enveloppe fibreuse de la corde est épaissie. Enfin les cératohyaux peuvent pivoter de près de 180°. L'expansion latérale maxima de la cavité buccale est évidemment obtenue lorsque ces éléments sont perpendiculaires à l'axe du corps ;

Source : MNHN, Paris

lorsque leurs extrémités morphologiquement postérieures passent en avant de leurs articulations avec la copule ou le basihyal, la cavité buccale se rétrécit de nouveau.

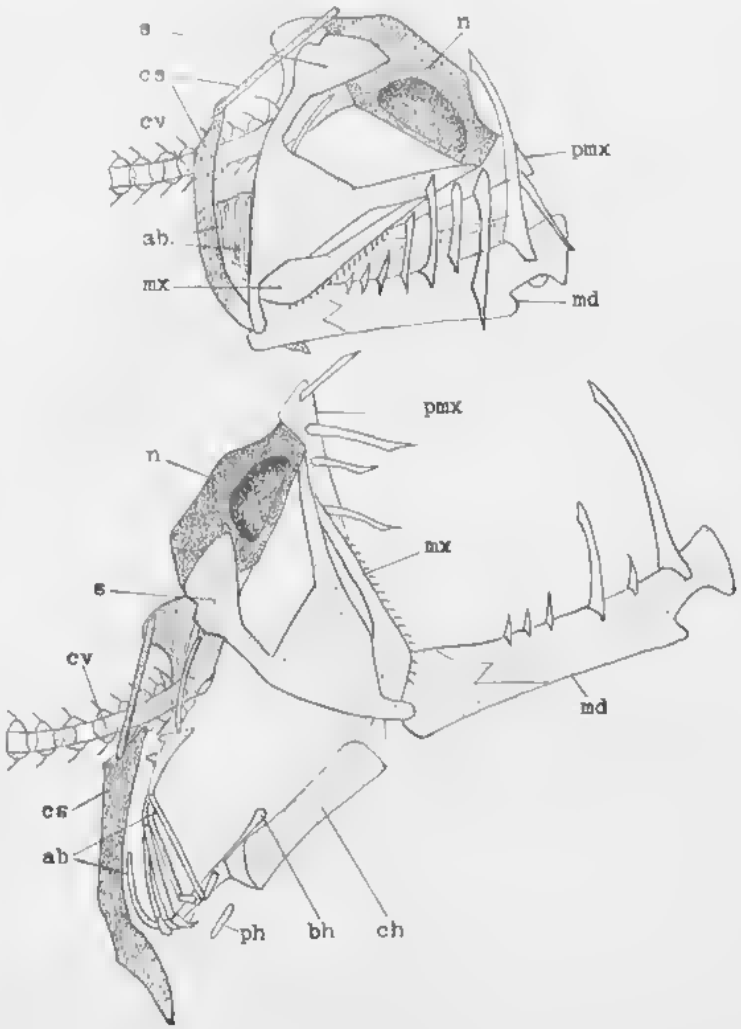


FIG. 16. — *Chauliodus sloanei*, bouche fermée en haut, bouche ouverte au maximum et basihyal en position reculée extrême en bas (d'après PEHRNAVIN, 1918) ; ab, arcs branchiaux ; bh, basihyal ; ch, cératohyal ; cs, ceinture scapulaire ; cv, colonne vertébrale ; md, mâchoire inférieure ; mx, maxillaire ; n, neurocrâne ; ph, parasphénoïde ; pmx, prémaxillaire ; s, suspensorium.

Comme cas extrême de spécialisation on peut citer *Chauliodus sloanei*. La partie antérieure de la colonne vertébrale est à peu près réduite à la corde particulièrement souple, élastique et mobile. Le neurocrâne est incliné

Source : MNHN, Paris

vers le bas et l'avant lorsque la bouche est fermée et l'articulation des mâchoires est reportée très en arrière. Les divers constituants de la ceinture scapulaire et des arcs branchiaux ne sont que très lâchement unis entre eux et au neurocrâne par des ligaments élastiques. Enfin les cératohyaux sont très allongés. Mais le mécanisme de la dilatation de la cavité buccopharyngienne est fondamentalement le même que chez les autres Téléostéens moins spécialisés (Tchernavin, 1918).

Le basculement du neurocrâne de 90° n'est d'ailleurs pas un caractère adaptatif spécial aux Téléostéens bathypélagiques se nourrissant de proies de grande taille. On le retrouve chez les *Stylophoridae* à bouche petite et protractile qui n'absorbent que de menues proies.

B. Arcs branchiaux

Les divers éléments cartilagineux des arcs branchiaux qui ont été décrits plus haut peuvent s'ossifier sans aucune modification de structure. On retrouve à l'état adulte la même disposition qu'aux stades embryonnaires et la nomenclature des différents éléments reste inchangée. Mais il semble que dans certains cas des modifications secondaires puissent se produire, soit que deux éléments cartilagineux se soudent et s'ossifient d'une seule pièce, soit qu'au contraire deux centres d'ossification apparaissent dans un élément cartilagineux ; il se forme alors deux pièces osseuses qui ne se fusionnent pas mais restent le plus souvent séparées par une zone cartilagineuse.

Au point de vue histologique, l'ossification des arcs branchiaux des Téléostéens débute toujours par la formation d'un anneau de tissu ostéoïde entourant étroitement le cartilage. Il s'agit donc d'une ossification périchondrale qui s'accroit par l'extérieur. Les arcs branchiaux d'un certain nombre de Téléostéens ne dépassent pas ce stade ; le cartilage subsiste sans subir de résorption ni de remaniement. Chez *Gambusia affinis* adulte par exemple, chaque élément ossifié d'arc branchial comprend une partie centrale constituée d'un noyau de cartilage hyalin et une partie périphérique formée de tissu ostéoïde peu épais entourant complétement le cartilage central (Blanc, 1953).

Chez les autres Téléostéens, les processus d'ossification se poursuivent. Le cartilage central se creuse et se résorbe pour faire place à une cavité médullaire. Ce phénomène débute toujours par le milieu de la zone ossifiée et gagne progressivement vers les extrémités. Dans la cavité médullaire apparaissent ensuite des travées osseuses et l'arc branchial définitif est constitué de tissu osseux plus ou moins spongieux, ce qui présente l'avantage d'augmenter la résistance et la légèreté des pièces squelettiques. Chez *Anguilla anguilla*, on trouve une virole osseuse périphérique assez mince et un peu fibreuse, entourant une cavité médullaire elle-même traversée par quelques trabécules osseuses. Chez *Carassius auratus* et *Gardonus rutilus*, l'étui osseux est plus épais et plus massif, la cavité médullaire étant plus réduite. Chez *Salmo irideus* dont l'ossification se développe très lentement, seule la partie centrale des cératobranchiaux et des épibranchiaux présente

Source : MNHN, Paris

cette structure, les extrémités conservant un noyau central de cartilage (Blanc, 1953).

Chez *Gasterosteus aculeatus* les cinq cératobranchiaux, les quatre épibranchiaux et les quatre pharyngobranchiaux sont ossifiés, ainsi que les hypobranchiaux. La copule antérieure présente trois centres d'ossification qui sont dits correspondre aux basibranchiaux des trois premiers arcs, la copule postérieure restant cartilagineuse (Swinnerton, 1902). Chez

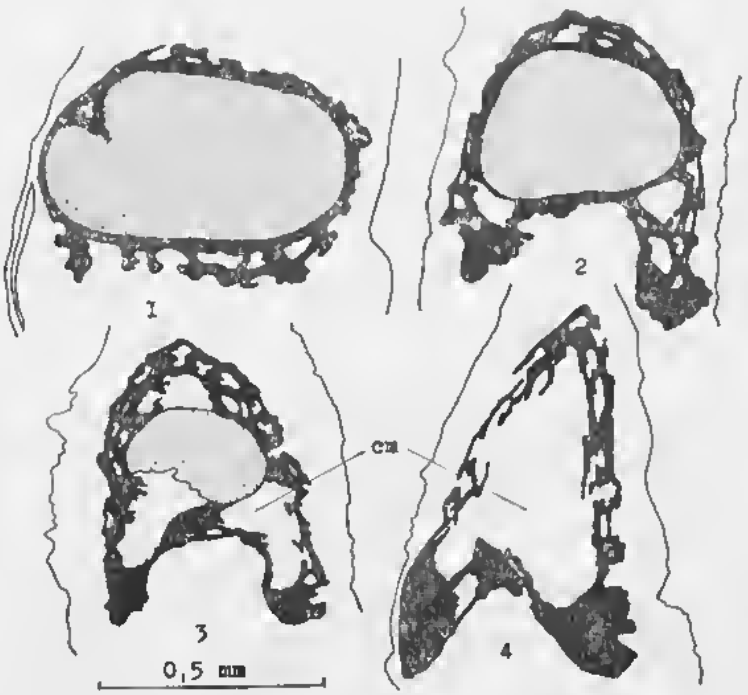


Fig. 17. — Arc branchial d'*Eupomotis gibbosus* adulte, coupes transversales montrant quatre stades successifs de l'ossification (d'après Blanc, 1953) ; tissu ostéoïde en noir, cartilage hyalin en pointillé ; cm, cavité médullaire.

Distichodus brevipinnis, les cinq cératobranchiaux, les quatre premiers épibranchiaux, les trois premiers pharyngobranchiaux et les trois hypobranchiaux s'ossifient. Le quatrième pharyngobranchial et l'épibranchial accessoire ou cinquième épibranchial restent cartilagineux, ainsi que la copule postérieure alors que l'antérieure possède trois centres d'ossification représentant les trois premiers basibranchiaux (Daget, 1959).

Chez *Salmo*, les trois premiers arcs ont quatre éléments osseux : pharyngobranchial, épibranchial, cératobranchial et hypobranchial. Au quatrième arc l'épibranchial et le cératobranchial sont ossifiés mais le pharyngobranchial reste cartilagineux. Le cinquième cératobranchial est ossifié. On remarquera qu'il n'est plus question chez l'adulte du quatrième hypobranchial

Source : MNHN, Paris

qui était cependant bien individualisé au début du développement du splanchnocrâne. S'il s'est soudé au cératobranchial, l'élément osseux correspondant du quatrième arc serait un hypo-cératobranchial. Quant à la copule, elle comprend deux parties indépendantes qui ne sont pas articulées entre elles mais réunies par des ligaments. L'une correspond à la copule antérieure à laquelle s'est soudé le basihyal et l'autre à la copule postérieure. Chez l'adulte la première comprend quatre ossifications et quatre zones cartilagineuses disposées de la façon suivante de l'avant vers l'arrière : un élément cartilagineux dit glossohyal, puis deux ossifications accolées mais toujours indépendantes, une zone cartilagineuse, une ossification, une seconde zone cartilagineuse, une autre ossification et enfin une apophyse caudale cartilagineuse. Outre l'arc hyoïde, les deux premiers arcs branchiaux s'appuient sur cette copule, au niveau des zones cartilagineuses séparant les deux dernières ossifications. La copule postérieure qui reste cartilagineuse sert d'appui aux trois derniers arcs (Tchernavin, 1938). Il en résulte que les extrémités ventrales des arcs branchiaux auraient glissé vers l'arrière par rapport aux basibranchiaux qui leur correspondent. Les deux premières ossifications accolées représenteraient le basihyal et le premier basibranchial, tandis que les deux suivantes correspondraient au deuxième et au troisième basibranchial, ce dernier secondairement séparé du troisième arc.

Chez *Heterotis niloticus*, on trouve au premier arc deux ossifications correspondant au cératobranchial cartilagineux des stades jeunes. Ces deux ossifications entre lesquelles existe une articulation secondaire seront appelées ici cératobranchial antérieur ou inférieur et cératobranchial postérieur ou supérieur. Le premier épibranchial s'ossifie mais le premier pharyngobranchial reste cartilagineux. Au deuxième arc, on trouve également deux cératobranchiaux osseux mais l'antérieur est moins développé qu'à l'arc précédent. L'épibranchial et le pharyngobranchial sont ossifiés. Au troisième arc, le cératobranchial primitif s'est scindé en deux comme aux arcs précédents, mais la partie antérieure, encore moins développée qu'au deuxième arc, reste cartilagineuse et c'est le cératobranchial postérieur qui est ossifié. Il existe en outre un épibranchial et un pharyngobranchial osseux. Au quatrième arc le cératobranchial et l'épibranchial sont ossifiés, le pharyngobranchial restant cartilagineux. Le cinquième arc ne comprend qu'un cératobranchial osseux. Enfin la *copula communis* présente deux centres d'ossification qui semblent correspondre aux basibranchiaux des deuxième et troisième arcs (Daget et d'Aubenton, 1957). Les cératobranchiaux inférieurs, ossifiés aux deux premiers arcs et cartilagineux au troisième, ont été considérés parfois comme des hypobranchiaux. Mais si l'on se réfère à ce qui est connu du développement du splanchnocrâne d'*Heterotis niloticus*, les hypobranchiaux manqueraient à tous les arcs et ce sont les cératobranchiaux qui se scinderaient tardivement en deux par la formation d'une articulation secondaire comme cela se produit pour le cératohyal.

Il est donc très difficile d'interpréter correctement le splanchnocrâne adulte lorsqu'on ne connaît pas le mode de développement embryonnaire, du fait que les centres d'osteogenèse ne correspondent pas toujours aux

Source : MNHN, Paris

centres de chondrification et aussi à cause de la double possibilité de soudure entre pièces cartilagineuses primitivement distinctes et d'apparition d'articulations secondaires. En tout cas, chez les Téléostéens, ce sont les pharyngobranchiaux, surtout ceux situés aux deux extrémités de la série, et les basibranchiaux, surtout ceux correspondant à la copule postérieure, qui ont tendance à ne plus s'ossifier. Les cératobranchiaux et les épibranchiaux ne restent cartilagineux que chez des formes très dégradées comme les Saccopharyngiformes.

Un os particulier, appelé spiculaire, suspendant le premier arc branchial au neurocrâne, a été décrit chez certains Clupéiformes. Chez les *Elopidae* comme *Elops saurus* et *Megalops cyprinoides*, cet os part de l'extrémité antéro-supérieure du premier épibranchial et s'appuie sur le prootique à l'endroit où celui-ci rencontre l'intercalaire (Ridewood, 1904). Chez *Ethmalosa fimbriata*, un spiculaire bien développé s'insère de chaque côté sur l'angle postéro-interne des premiers pharyngobranchiaux et s'applique contre la face externe de la carène ventrale du parasphénoïde (Monod, 1949). En l'absence de données embryologiques, il est impossible de dire si le spiculaire peut être interprété comme un suprapharyngobranchial, ce qui pourrait être le cas si c'est un os de cartilage, ou comme une ossification tendineuse néoformée. Enfin chez *Scomber scomber* un élément osseux supplémentaire a également été décrit au premier arc et assimilé à un suprapharyngobranchial bien qu'il soit ventral et non dorsal à l'artère efférente correspondante (Allis, 1903).

C. Arc hyoïde

L'hyosymplectique cartilagineux des Téléostéens présente en général deux centres d'ossification périchondrale. Le supérieur donne l'hyomandibulaire osseux et l'inférieur le symplectique. Normalement l'hyomandibulaire est plus ou moins en contact avec le métaptérygoïde, et le symplectique relie l'hyomandibulaire au carré. Il en est ainsi chez *Salmo* (De Beer, 1937), *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton, 1902), *Cyclopterus lumpus* (Uhlmann, 1921), *Hetrotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957), *Distichodus brevipinnis* (Daget, 1959), etc... Bien que ces ossifications soient périchondrales au début, elles développent souvent des apolamelles intramembraneuses. Par exemple chez *Gadus merlangus*, dont l'hyosymplectique cartilagineux était situé en arrière du *Truncus hyoidromandibularis*, le bord antérieur de la lamelle périchondrale s'étend sous forme d'une ossification intramembraneuse et entoure les branches nerveuses de sorte que l'hyomandibulaire osseux est percé de deux *foramen*, un pour le *Ramus hyoideus* et un pour le *Ramus mandibularis* (De Beer, 1937). Chez *Syngnathus fuscus*, l'ossification périchondrale du symplectique forme deux lamelles intramembraneuses, une dorsale et une ventrale, qui constituent les parois latérales de la plus grande partie de la cavité buccale (Kindred, 1921).

L'absence de symplectique osseux n'est cependant pas exceptionnelle parmi les Téléostéens. Chez les *Siluroidei*, l'hyomandibulaire est directement en contact avec le carré ; en outre le préopercule s'est enfoncé et

Source : MNHN, Paris

substitue en quelque sorte au symplectique absent car il est réuni par une suture d'une part avec l'hyomandibulaire et d'autre part avec le carré. *Cromeria nilotica* n'a pas non plus de symplectique mais l'hyomandibulaire n'a aucune liaison avec le carré ; le bord antéro-inférieur de l'hyomandibulaire recouvre latéralement le bord supérieur du métaptérygoïde, les deux os n'étant pas articulés mais seulement reliés par du tissu conjonctif (D'AUBENTON, 1961). Le symplectique manque également chez *Phractolaemus ansorgii* (THYS VAN DEN AUDENAERDE, 1961), les *Mormyroidei*, la plupart des Anguilliformes, etc...

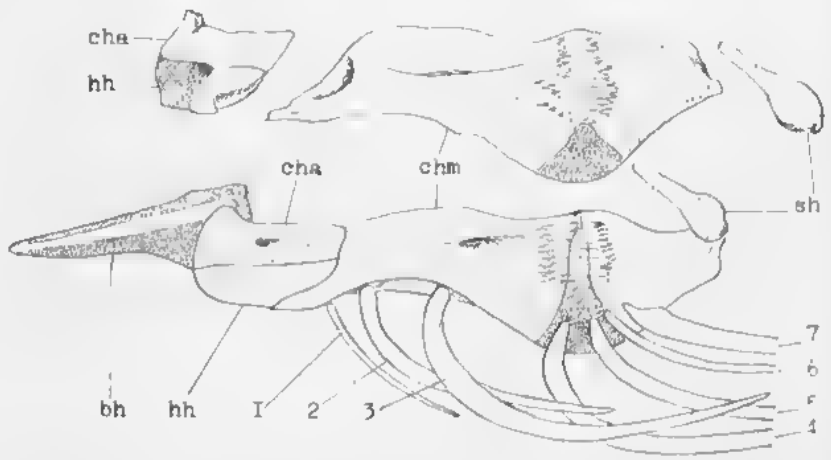


FIG. 48. — *Citharus linguatula*, parties inférieures de l'arc hyoïde droit en haut, vu par sa face interne, et de l'arc hyoïde gauche en bas, vu par sa face externe (d'après CHABANAUD, 1933) ; à l'arc hyoïde droit, le cératohyal antérieur et l'hypohyal ainsi que le stylohyal ont été disséqués des cératohyaux médian et postérieur ; les rayons branchiostèges qui sont au nombre de 8 sur le côté droit au lieu de 7 sur le côté gauche n'ont pas été représentés ; parties cartilagineuses en pointillé ; bh, basihyal ; cha, chm, chp, cératohyaux antérieur, médian et postérieur ; hh, hypohyal ; sh, stylohyal ; 1 à 7, rayons branchiostèges.

Le stylohyal est généralement ossifié, au moins partiellement, mais il peut rester aussi entièrement cartilagineux comme chez *Heterotis niloticus* (DAGET et D'AUBENTON, 1957).

Le cératohyal des Téléostéens semble ne jamais être ossifié d'une seule pièce. Celui d'*Heterotis niloticus* présente deux centres d'ossification ; il y a donc chez l'adulte un cératohyal antérieur et un cératohyal postérieur en plus de l'hypohyal qui est en partie ossifié et en partie cartilagineux (DAGET et D'AUBENTON, 1957). Chez *Distichodus brevipinnis* adulte on trouve également trois ossifications, mais comme il n'y a pas d'hypohyal cartilagineux, elles correspondent toutes trois au cératohyal : on a donc un cératohyal antérieur, un cératohyal médian et un cératohyal postérieur (DAGET, 1959). *Salmo* possède quatre ossifications ; celle qui s'articule

Source : MNHN, Paris

avec la copule est l'hypohyal (= hypohyal interne, TCHERNAVIN, 1938 ; basihyal, HOLMGREN et STENSIÖ, 1936), les trois autres sont le cératohyal antérieur (= hypohyal externe, TCHERNAVIN, 1938), le cératohyal médian (cératohyal *auct.*) et le cératohyal postérieur (épihyal *auct.*). Chez les Pleuronectiformes on trouve également quatre ossifications. Par exemple chez *Citharus linguatula*, le cératohyal antérieur, le cératohyal médian et le cératohyal postérieur (respectivement apohyal, cératohyal et épihyal,

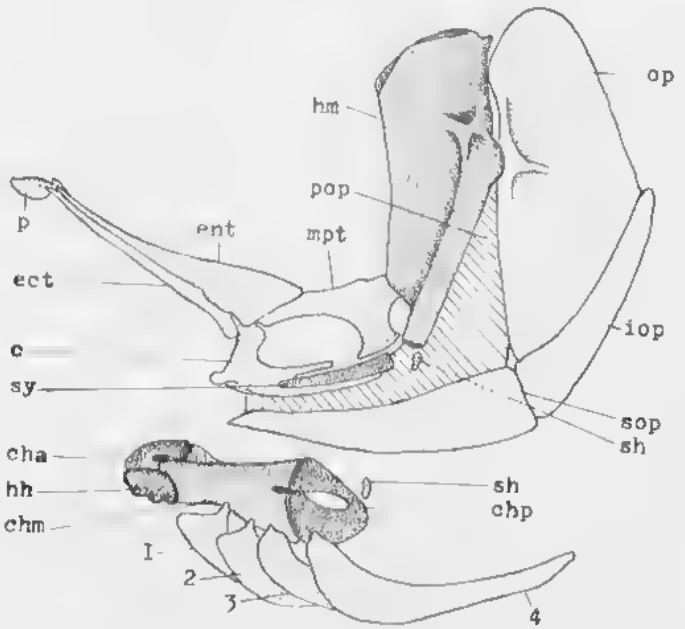


FIG. 49. — Ossifications de l'arc hyoïde, de la série operculaire et de la partie supérieure de l'arc mandibulaire chez *Brycon meeki*, côté droit vue interne en haut, côté gauche vue latérale en bas (d'après WEITZMAN, 1962) ; c, carré ; cha, chm, chp, cératohyaux antérieur, médian et postérieur ; ect, ectoptérygoïde ; ent, entoptérygoïde ; hh, hypohyal ; hm, hyomandibulaire ; iop, interopercule ; mpt, métaptérygoïde ; op, opercule ; p, entopalatin ; pop, préopercule ; sh, stylohyal ; sop, subopercule ; sy, symplectique ; 1 à 4 rayons branchiostèges.

CHABANAUD, 1933) sont bien ossifiés alors que l'hypohyal reste en partie cartilagineux ; en outre le cératohyal médian et le cératohyal antérieur sont creusés d'un sillon ou d'un canal pour l'artère efférente hyoïdienne.

Comme on le voit par ces quelques exemples, le cératohyal cartilagineux embryonnaire peut, chez les Téléostéens, s'ossifier à partir de deux ou trois centres. Les ossifications restent distinctes chez l'adulte ; elles peuvent être rigidement liées les unes aux autres par des sutures ou rester séparées par des zones cartilagineuses.

Chez *Heterotis niloticus*, la partie antérieure de la *copula communis* sur laquelle s'appuie le cératohyal reste cartilagineuse (DAGET et D'AUBENTON,

Source : MNHN, Paris

1957). Chez *Dislichodus brevipinnis*, le basihyal s'ossifie mais le glossohyal qui se trouve en avant et dans le prolongement du basihyal reste entièrement cartilagineux (Daget, 1959). Un basihyal bien ossifié existe chez *Salmo* (Tchernavin, 1938) alors que chez *Cilharus linguatula* seule la partie médiane du basihyal (= glossohyal, Chabanaud, 1933) est osseuse.

D. Série operculaire

La série operculaire comprend un nombre variable d'os de membrane qui se développent à l'intérieur de replis cutanés et en relation avec l'arc hyoïde. L'un de ces replis, dit operculaire, apparaît de façon très précoce au cours de l'ontogenèse et, en s'étendant vers l'arrière, recouvre toutes les fentes branchiales, ne laissant libre que la fente operculaire. Le repli operculaire est prolongé ventralement par la membrane branchiostège qui est soudée ou non à l'isthme, c'est-à-dire à la paroi ventrale qui recouvre le cœur. Dans le premier cas les fentes operculaires droite et gauche sont bien distinctes et séparées par l'isthme ; dans le second cas elles sont continues ventralement. Comme il a été dit plus haut, la membrane qui borde ces replis operculaires et branchiostèges joue le rôle de clapet durant la respiration. Quant à la série d'os operculaires qui forme l'armature interne des replis, actionnée par un système de muscles spéciaux, elle joue un rôle primordial dans les mouvements de dilatation et de contraction des cavités branchiales.

A l'intérieur du repli operculaire des Téléostéens se trouvent en général trois pièces osseuses : l'opercule qui peut pivoter autour de l'apophyse operculaire de l'hyomandibulaire, le subopercule situé au-dessous de l'opercule et relié à la partie inférieure de l'hyomandibulaire, enfin l'interopercule situé au-dessous du subopercule et en relation avec le stylohyal. Dans les replis de la membrane branchiostège se trouve un nombre plus ou moins grand de rayons osseux insérés sur le cératohyal. En position normale de repos, tous ces éléments osseux lamellaires se recouvrent partiellement, le bord supérieur de chacun d'eux passant sous le bord inférieur de celui qui se trouve immédiatement au-dessus. Au point de vue embryologique tous se développent comme des os de membrane purs.

Les Actinoptérygiens primitifs possédaient un opercule, un subopercule et un nombre variable mais assez élevé de rayons branchiostèges. Souvent le plus antérieur de ces rayons était transformé en une plaque gulaire et il existait parfois une plaque gulaire impaire. Mais au cours de l'évolution, on assiste d'une part à la spécialisation du plus postérieur des rayons branchiostèges qui se transforme progressivement en interopercule et d'autre part à la réduction du nombre des rayons branchiostèges de l'avant vers l'arrière. C'est seulement chez les *Elopidae*, les plus primitifs des Téléostéens actuels, que l'on trouve encore une plaque gulaire médiane et de 23 à 25 rayons branchiostèges. Le nombre de ces rayons varie de 8 à 20 chez les *Salmonidae* et de 6 à 11 chez les *Albulidae* qui possèdent aussi une plaque gulaire (Nybelin, 1960), mais il est inférieur à 10 chez la plupart des autres familles. On en compte 9 chez *Clarias lazera* (Nawar, 1951), 8 chez *Hele-*

Source : MNHN, Paris

rotis niloticus (Daget et d'Aubenton, 1957), de 6 à 8 chez les *Percidae* et les *Gadidæ*, de 5 à 6 chez les *Labridae*, de 3 à 5 chez les *Characoidei*, 3 chez les *Cyprinidae* et *Gromeria nilotica* (d'Aubenton, 1961), de 1 à 3 chez les Syngnathiformes, 2 chez les *Opisthoproctidae*, 1 chez *Phractolaemus ansorgii* (Thys van den Audenaerde, 1961), etc... Les Saccopharyngiformes et *Monognathus* n'ont pas de rayons branchiostèges ni d'ailleurs aucun autre élément operculaire. Chez certains Anguilliformes des rayons osseux supplémentaires se sont développés secondairement dans la paroi latérale des chambres branchiales, en arrière de cinq rayons branchiostèges normaux insérés sur le cératohyal. Ces éléments supplémentaires constituent l'appareil dit jugostégal (Parr, 1930) ; si on les assimile aux rayons branchiostèges, le nombre total de ceux-ci atteint alors 25 chez les *Neenchelyidae* et 16 chez les *Echelidae*.

De l'opercule, du subopercule et de l'interopercule, c'est le subopercule qui a le plus tendance à régresser. Dans la famille des *Osteoglossidae* par exemple, celui d'*Osteoglossum* est petit et sculpté seulement dans sa partie postérieure, celui d'*Arapaima* est petit et non sculpté, celui d'*Heterotis*, le genre le plus spécialisé de la famille, est très petit, non sculpté et profondément enfoncé (Ridewood, 1905). Le subopercule manque régulièrement chez les *Siluroidei*, les *Notopteridae* et certains *Mormyroidei*. Chez les Anguilliformes l'opercule, le subopercule et l'interopercule sont tous trois présents ou non mais toujours peu développés et enfoncés dans l'épaisseur du derme. Le subopercule et parfois l'interopercule font défaut chez les *Nemichthyidae*. L'opercule de *Cyema* est soudé à l'hyomandibulaire, particularité qui est probablement en relation avec l'inclinaison vers l'arrière du suspensorium et la nécessité d'un point d'attache solide pour les muscles de la mandibule insérés derrière l'articulation de l'hyomandibulaire (Trewavas, 1933).

D'autres ossifications ont parfois été rattachées au splanchnocrâne mais, semble-t-il, à tort. Il s'agit en premier lieu du parahyoïde, dit aussi urohyal, et qui existe à des degrés de développement divers chez presque tous les Téléostéens. C'est une ossification tendineuse qui se forme au-dessous des arcs branchiaux, en relation avec le muscle sternohyoïdien. Ce dernier, qui fait partie de la musculature hypobranchiale, est d'origine somitique. Il relie la ceinture scapulaire à la copule et aux extrémités ventrales des arcs hyoïde et branchiaux. Le parahyoïde renforce l'insertion de ce muscle et son origine est probablement mésomésenchymateuse. Chez *Cyclopterus lumpus*, l'ossification du basihyal forme une puissante apolamelle qui s'étend ventralement dans le plan sagittal et sur laquelle s'insèrent les muscles (Uhlmann, 1921) ; les rapports entre cette formation osseuse et le parahyoïde indépendant que l'on rencontre chez les autres Téléostéens n'ont pas été précisés.

On doit également rapprocher du parahyoïde des ossifications tendineuses dites parfois os subcopulaires (Srinivasachar, 1953), qui se développent ventralement au splanchnocrâne proprement dit, en relation avec le deuxième arc branchial. De tels os subcopulaires ont été signalés chez les *Notopteridae*, les *Mormyroidei* et les *Ophicephalidae*.

Source : MNHN, Paris

E. Arc mandibulaire

Le palatocarré des Actinoptérygiens primitifs était, à l'état adulte, ossifié d'une seule pièce. Mais sur de jeunes exemplaires de *Pteronisculus*, on a reconnu l'existence de trois ossifications qui se fusionnaient les unes aux autres au cours du développement. Chez les Téléostéens actuels, ces trois centres d'ossification ont été conservés ; ils correspondent à l'autopalatin qui apparaît à l'extrémité antérieure de l'arc cartilagineux, au métaptérygoïde qui apparaît dans la partie dorso-caudale et au carré ou quadratum qui apparaît dans la région où s'articule le cartilage de Meckel. Ces trois ossifications restent distinctes chez les Téléostéens adultes ; souvent même elles sont séparées par des zones cartilagineuses plus ou moins étendues.

Étant donné son rôle mécanique comme point d'articulation de la mâchoire inférieure, le carré est le plus constant de ces trois os. Le métaptérygoïde peut disparaître. Il manque chez *Syngnathus fuscus* qui possède seulement deux ossifications de cartilage, l autopalatin et le carré (Kindred, 1921). L'absence de métaptérygoïde est également donnée comme caractère distinctif de certaines familles ou de certains ordres tels que les *Callionymoidei*, les Gobiesociformes, les Cyprinodontiformes, etc... L'autopalatin peut sans doute lui aussi disparaître par régression mais on est assez mal renseigné sur la nature périchondrale ou membraneuse des ossifications que l'on rencontre dans la région palatine. Chez *Albula conorhynchus*, l'autopalatin est dit se composer de deux ossifications séparées par du cartilage et formant deux têtes articulaires qui prennent contact avec la région ethmoïdienne du neurocrâne (Ridewood, 1904). Ce dédoublement de l'autopalatin est sans doute exceptionnel.

Une mention spéciale doit être accordée ici aux Saccopharyngiformes et aux *Monognathus*. La mâchoire inférieure de ces Poissons est reliée à l'hyomandibulaire par une pièce osseuse considérée comme un carré. Chez *Monognathus*, il n'existe aucune autre ossification à la mâchoire supérieure (Bertin, 1938), alors que chez les Saccopharyngiformes on trouve une baguette osseuse indivise, médiane par rapport au carré, et qui est rattachée à la région ethmoïdienne du neurocrâne par un ligament extensible (Tchernavin, 1947). L homologie de cet os n'est pas clairement établie.

Le cartilage de Meckel des Actinoptérygiens primitifs était ossifié en une seule ou en deux pièces ; dans ce dernier cas l'ossification antérieure est appelée mentomeckelien ou mentomandibulaire et la postérieure autarticulaire. Chez les Téléostéens, le cartilage de Meckel reste en grande partie non ossifié chez l'adulte et les parties ossifiées sont si étroitement associées à des os dermiques ou de membrane qu'il est bien difficile de dire si les composants de cartilage ont été conservés ou non. La persistance du mentomeckelien est contestée. Chez *Salmo* il a été décrit comme une lamelle périchondrale apparaissant autour de l'extrémité antérieure du cartilage de Meckel et n'étant, postérieurement, nulle part en continuité avec le dentaire (De Beer, 1937). Mais par ailleurs l'ébauche dermique du dentaire est dite, en s'accroissant, envahir le périchondrium et le cartilage sans qu'aucune discontinuité, entre ces deux régions d'ossification différente, puisse indiquer

Source : MNHN, Paris

l'existence d'un composant de cartilage soudé au composant dermique (Devillers, 1958). En fait, chez la plupart sinon tous les Téléostéens, il est pratiquement impossible de distinguer embryologiquement deux composants. Dire que le mentomeckelien a complètement disparu et que son emplacement a été envahi par le dentaire devenu périchondral ou dire que le mentomeckelien subsiste soudé *ab initio* au dentaire revient à peu près au même, sauf que la première interprétation implique une régression totale de l'ossification primitive (Haines, 1937).

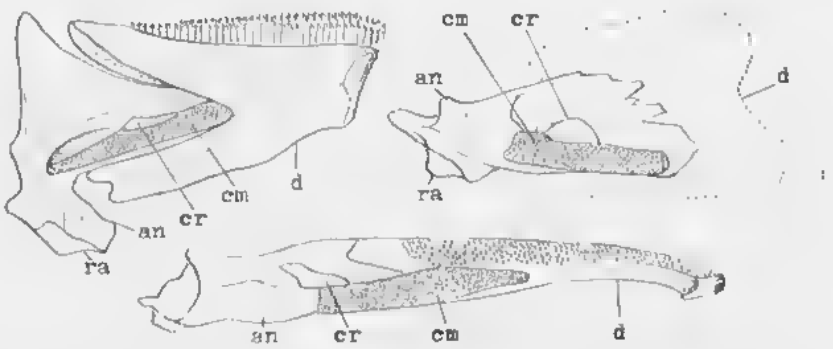


Fig. 50.—Vue interne des mâchoires inférieures gauches de *Tilapia nilotica*, en haut à gauche (original), de *Coregonus lavaretus*, en haut à droite (d'après Berg, 1955) et de *Clarias anguillaris*, en bas (original) ; an, angulaire ; cm, cartilage de Meckel ; cr, coronomeckelien ; d, dentaire ; ra, rétroarticulaire (cet os n'existe pas chez *Clarias*).

Les mêmes difficultés se rencontrent à propos de l'autarticulaire. Celui-ci existerait encore chez les *Elopidae* et son ossification qui forme la surface articulaire de la mâchoire inférieure envahit même l'apophyse retroarticulaire du cartilage de Meckel (Haines, 1937). Sa présence chez les autres Téléostéens reste aussi douteuse que celle du mentomeckelien et pour les mêmes raisons. Deux interprétations sont donc possibles : ou bien l'ébauche de l'autarticulaire est soudée *ab initio* à celle de l'angulaire ou bien l'autarticulaire a complètement disparu par régression et l'ossification primitivement dermique de l'angulaire a secondairement envahi le cartilage sous-jacent.

Deux autres ossifications associées au cartilage de Meckel peuvent se rencontrer chez les Téléostéens : le retroarticulaire et le coronomeckelien. Le retroarticulaire apparaît dans l'apophyse de même nom qui prolonge souvent le cartilage de Meckel en arrière de son articulation avec le palato-carré, apophyse sur laquelle s'insère un ligament mandibulo-hyoïdien reliant l'hyomandibulaire à la mâchoire inférieure. Ni l'apophyse ni le ligament n'existaient chez les Actinoptérygiens primitifs ; l'un et l'autre sont apparus chez les formes évoluées concurremment avec la modification de la liaison méthyostylique dont il a été question plus haut. Chez les *Elopidae*, l'apo-

Source : MNHN, Paris

physe retroarticulaire est ossifiée par l'autarticulaire mais chez la majorité des Téléostéens il existe une ossification indépendante qui reste toujours de petite taille et qui parfois se développe à la fois suivant le mode périchondral et suivant le mode intramembraneux comme chez *Salmo* (De Beer, 1937), *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton, 1902), *Syngnathus fuscus* (Kindred, 1921), *Cyclopterus lumpus* (Uhlmann, 1921), etc... Dans d'autres cas, l'ossification est purement dermique ou tendineuse et n'intéresse pas le cartilage de Meckel, comme chez *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957).

Le coronomeckelien apparaît sur la partie dorsale du cartilage de Meckel à l'endroit où s'insère le muscle adducteur de la mandibule et où se forme souvent une apophyse cartilagineuse dite préarticulaire. L'os est toujours de petite taille mais existe chez la plupart des Téléostéens. Chez *Salmo* il se développe à la fois selon les deux modes périchondral et intramembraneux (De Beer, 1937). Il semble y avoir de grandes analogies entre le coronomeckelien et le retroarticulaire de sorte que l'interprétation admise pour l'un doit probablement être valable pour l'autre. Chez *Amia calva*, forme moins évoluée que les Téléostéens, le coronomeckelien et le retroarticulaire existent ; ils sont généralement considérés, au même titre que l'autarticulaire proprement dit comme des fragments de la vaste ossification autarticulaire des formes ancestrales. D'un point de vue radicalement opposé, certains auteurs considèrent ces deux os comme purement dermiques et devenus secondairement périchondraux, le retroarticulaire pouvant être une partie détachée de l'angulaire (Haines, 1937 ; Devillers, 1958). Aucun argument décisif ne semble actuellement permettre de trancher l'alternative dans un sens plutôt que dans un autre, mais la première interprétation rend mieux compte des faits signalés chez *Amia calva*.

F. Os dermiques de la cavité buccale et du pharynx

On a vu plus haut que l'ectomésenchyme chondrogène des arcs viscéraux donnait deux séries de blastèmes, une profonde à partir de laquelle s'édifient les arcs proprement dits et une plus superficielle à partir de laquelle se forment normalement les rayons branchiaux cartilagineux. Ceux-ci s'ossifient ultérieurement comme les éléments des arcs branchiaux, l'axe du rayon étant constitué par des cellules cartilagineuses autour desquelles se développe soit du tissu ostéoïde comme chez *Gasterosteus aculeatus*, soit de l'os vrai comme chez *Salmo irideus* (Blanc, 1953). On a vu en outre que les blastèmes superficiels pouvaient migrer en profondeur et s'accoler aux blastèmes profonds, la pièce osseuse définitive ne présentant alors aucune trace de son origine mixte.

Un phénomène analogue se produit du côté interne des arcs viscéraux, c'est-à-dire du côté de la paroi buccale ou pharyngienne dans laquelle apparaissent des ossifications de membrane. Ces dernières sont en principe indépendantes de l'élément d'arc sous-jacent, mais parfois elles s'accolent à celui-ci et peuvent même s'y souder intimement pour former une ossification mixte. D'autre part des dents se développent en position encore plus

Source : MNHN, Paris

superficielle et se soudent par leur base aux plaques osseuses dermiques. On trouve donc en définitive, participant à la formation du splanchnocrâne, une superposition de couches à potentialité squelettogène, formées par délaminations successives et qui peuvent donner des formations squelettiques distinctes et superposées, ou soudées les unes aux autres à la suite de migrations en profondeur de leurs ébauches. Ce sont là des propriétés fondamentales de l'ectomésenchyme et, en ce qui concerne les plaques dermiques dentées, il y a lieu d'admettre qu'elles existaient aux arcs viscéraux des Vertébrés les plus primitifs.

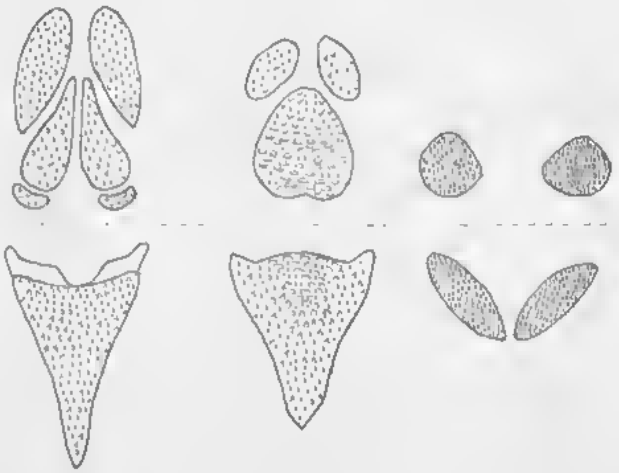


FIG. 51. — Plaques dentées pharyngiennes relatives aux derniers arcs branchiaux chez *Belone*, à gauche, *Exocoetus*, au milieu (d'après REGAN, 1911) et *Clarias lazera*, à droite (d'après NAWAR, 1912) ; les plaques dorsales sont au-dessus de la ligne interrompue, les plaques ventrales au-dessous, l'avant étant dirigé vers le haut.

Chez certains Téléostéens, on trouve sur les arcs branchiaux un revêtement de plaquettes osseuses portant des denticules, comme chez *Exox* et *Lucioperca*, formes prédatrices dépourvues de branchiospines. Mais en général les plaques dentées se localisent sur certaines parties des arcs branchiaux, notamment les basibranchiaux et les hypobranchiaux des trois premiers arcs, le cinquième cératobranchial, les troisième et quatrième épibranchiaux, les pharyngobranchiaux des deuxième, troisième et quatrième arcs. Le nombre maximum se rencontre chez *Glyptophidium* qui possède dix plaques dentées au plafond du pharynx et six au plancher (ZANDER, 1906). Souvent les nombres sont de six plaques au plafond du pharynx, correspondant aux pharyngobranchiaux des deuxième, troisième et quatrième arcs et deux plaques au plancher, correspondant aux cinquièmes cératobranchiaux. Cette disposition se rencontre par exemple chez certains *Citharinidae* comme *Xenocharax* et *Distichodus* dont les plaques pharyngiennes portent de petites dents coniques (DAGET, 1960). Chez *Brycon meeki* les

Source : MNHN, Paris

deux plaques inférieures droite et gauche, portant également de petites dents coniques, sont intimement soudées aux cinquièmes cératobranchiaux ; il existe en outre de chaque côté deux plaques pharyngiennes supérieures, dans le prolongement l une de l'autre mais non soudées entre elles (WEITZMAN,

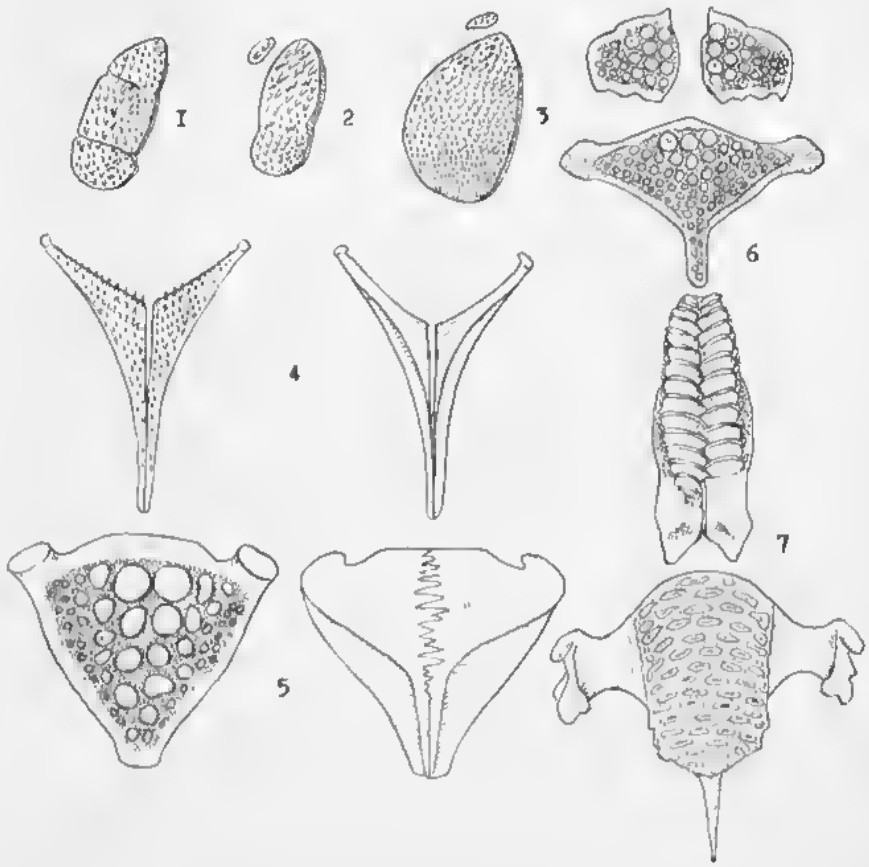


FIG. 52. — Pharyngiens de *Cichlidae* à gauche (d'après PELLEGRIN, 1903), de *Labridae* et de *Scaridae* à droite (d'après BERTIN, 1958) ; 1, pharyngien supérieur droit de *Cichla temensis* ; 2, pharyngien supérieur droit de *Paratilapia polleni* ; 3, pharyngien supérieur droit de *Tilapia nilotica* ; 4, pharyngiens inférieures de *Chaetobranchus flavescens*, vus dorsalement et ventralement ; 5, pharyngiens inférieurs de *Cichlasoma labridens*, vus dorsalement et ventralement ; 6, pharyngiens supérieurs et inférieurs de *Labrus* ; 7, pharyngiens supérieurs et inférieurs de *Scarus*.

1962). Chez les *Belonidae*, les deux plaques ventrales sont soudées l'une à l'autre. Chez les *Exocoetidae* il existe également une plaque ventrale impaire, deux plaques dorsales paires correspondant aux deuxièmes pharyngobranchiaux et une plaque dorsale impaire correspondant aux plaques des troisièmes pharyngobranchiaux soudées entre elles, celles des quatrièmes pharyngobranchiaux étant atrophiées ou fusionnées aux précédentes (REGAN, 1911).

Source : MNHN, Paris

Chez *Clarias lazera* on trouve seulement en haut une paire de plaques dentées arrondies, supportées chacune par les extrémités des épibranchiaux des troisième et quatrième arcs et par l'extrémité postérieure du pharyngobranchial du troisième arc, et en bas une paire de plaques dentées ovales supportées par les cinquièmes cératobranchiaux (Nawar, 1951). Enfin de nombreux Téléostéens sont dépourvus de toute plaque pharyngienne.

Les plaques dermiques dentées des arcs branchiaux ont donc tendance à disparaître à l'exception cependant des plus postérieures lorsqu'elles suppléent ou complètent la dentition des mâchoires afin de découper ou broyer les aliments à ingérer. Elles acquièrent alors le plus souvent une morphologie très particulière et constituent les os pharyngiens supérieurs et inférieurs. Chez les *Cichlidae* les pharyngiens supérieurs forment deux grandes masses ovalaires souvent précédées d'un petit groupe de dents séparé comme dans le genre *Crenicichla* et chez *Tilapia nilotica*, parfois plus ou moins distinctement divisées en trois parties comme dans le genre *Cichla*. Les pharyngiens inférieurs sont accolés ou solidement unis l'un à l'autre sur la ligne médiane. On observe une corrélation très nette entre la forme des dents qui garnissent les pharyngiens et celles des mâchoires, cette forme étant elle-même étroitement liée au régime alimentaire. Les espèces carnivores ont des dents coniques, toutes semblables, à pointes dirigées vers l'arrière ; les pharyngiens inférieurs sont en général assez lâchement unis par une suture rectiligne. Les dents des espèces à régime alimentaire différent sont de forme variable. Lorsqu'il s'agit de Poissons végétariens, microphages ou planctonophages les dents nombreuses et serrées ont tendance à devenir sétiformes. Lorsqu'il s'agit de Poissons malacophages ou se nourrissant d'aliments durs, les dents pharyngiennes et surtout celles du centre des os deviennent volumineuses et granuleuses ; la solidité de la synarthrose des pharyngiens inférieurs est en outre renforcée par l'engrènement réciproque des deux os (Pellegrin, 1903). Un mode d'assemblage des pharyngiens inférieurs très particulier a été décrit chez *Trachynotus* ; il est réalisé par l'intermédiaire de petits denticules qui ont la même structure que les dents fonctionnelles garnissant la surface masticatrice de l'os (Monod, 1951).

Chez *Salmo*, les pharyngiens supérieurs sont en relation avec les quatrièmes épibranchiaux et pharyngobranchiaux, et les pharyngiens inférieurs en relation avec les cinquièmes cératobranchiaux. Chaque pharyngien inférieur est formé par la fusion d'un certain nombre de petites plaquettes osseuses auxquelles des dents se sont soudées très précocement (De Beer, 1937). Généralement *Salmo salar* et *Salmo trutta* possèdent en plus deux ou trois dents soudées aux troisièmes pharyngobranchiaux et qui représentent les vestiges d'une plaque dentée en voie de disparition complète. *Salmo* possède en outre un supralingual ou *dermentoglossum* denté, au-dessus du glossohyal cartilagineux et du basihyal osseux, ainsi qu'une ou deux plaques supracopulaires recouvrant la copule antérieure et généralement soudées au troisième basibranchial (Teugels, 1938). Les os pharyngiens de *Cyclopterus lumpus* se développent d'une façon assez spéciale. Les dents apparaissent très tôt, dès le stade de 5 mm, alors que les ossifications péri-

Source : MNHN, Paris

chondrales des arcs branchiaux ne sont visibles qu'au stade de 6 mm. Plus tard, ces ossifications forment des apolamelles sur lesquelles se soudent les dents. Les os pharyngiens ne sont donc à aucun moment distincts des éléments d'arcs osseux correspondants (Uhlmann, 1921).

Une soudure complète des pharyngiens inférieurs entre eux n'est réalisée que dans les familles des *Labridae* et des *Scaridae*, les pharyngiens supérieurs restant écartés l'un de l'autre dans la première de ces familles tandis qu'ils s'unissent par engrènement dans la seconde. Les *Cyprinidae* dont les mâchoires sont dépourvues de dents ont des pharyngiens inférieurs très spécialisés ; ce sont des os plus ou moins triangulaires portant de une à trois rangées de fortes dents dissemblables. Les pharyngiens supérieurs sont atrophiés et remplacés fonctionnellement par une plaque masticatrice cornée qui recouvre une apophyse du basioccipital dite apophyse pharyngienne (Bertin, 1958).

Aux premiers arcs viscéraux, un certain nombre de plaques dermiques, homologues des plaques pharyngiennes des arcs branchiaux, ont été incorporées à la voûte du palais et de ce fait ont été conservées même lorsque les dents qui leur étaient primitivement associées ont disparu par régression. Ce sont le vomer et les dermopalatins correspondant à l'arc prémandibulaire, l'ectoptérygoïde, l'entoptérygoïde, le métaptérygoïde et le parasphénoïde correspondant aux arcs mandibulaire et hyoïde et enfin les coronoïdes.

Le vomer des Téléostéens, appelé aussi parfois prévomer, est un os généralement impair situé sous la région ethmoïdienne du neurocrâne et dans le prolongement antérieur du parasphénoïde. Cependant le vomer doit être considéré comme résultant de la fusion de deux plaques dermiques correspondant aux éléments infrapharyngiens de l'arc prémandibulaire. Des traces évidentes d'origine paire sont reconnaissables chez un certain nombre d'espèces. Le vomer de *Cyclopterus lumpus*, par exemple, impair et dénué de dents chez l'adulte, apparaît au stade de 6 mm sous forme d'un groupe pair d ostéoblastes, au-dessous de la plaque ethmoïdienne (Uhlmann, 1921). Chez *Osmerus eperlanus* les composants pairs du vomer restent séparés l'un de l'autre jusqu'à un stade avancé de développement (Starks, 1926). Chez *Pomichthys*, l'extrémité antérieure de l'os reste échancrée (Starks, 1926). Chez *Salmo salar*, le vomer impair et denté chez l'adulte, apparaît au stade de 17 mm, ventralement à la plaque ethmoïdienne, comme une ossification de membrane antérieurement paire et postérieurement impaire ; par la suite les dents se soudent à la face ventrale de l'os qui s'étend dorsalement et devient périchondral (De Beer, 1937).

Il est hors de doute que le vomer était primitivement denté et que l'absence de dents, que l'on observe chez bon nombre de Téléostéens, résulte d'une régression secondaire. En fait la présence de dents est un caractère labile et l'on peut trouver à ce point de vue de grandes différences entre formes voisines. Par exemple *Clupea squalius* et *Clupea harengus* ont des dents vomériennes, mais *Clupea finta* n'en a pas (Ridewood, 1901). Le vomer des jeunes Saumons est denté mais perd sa rangée de dents chez l'adulte ; il la réacquiert cependant en période sexuelle lorsque les géniteurs quittent la mer et font retour à leur milieu ancestral (Tchernavin, 1938-

Source : MNHN, Paris

1943). Chez *Elops* et à un moindre degré chez *Megalops*, les dents vomériennes sont disposées en deux groupes, droit et gauche, bien que le vomer lui-même soit impair.

L'ossification vomérienne, primitivement dermique, devient souvent périchondrale et envahit secondairement le cartilage ethmoïdien. Il en est notamment ainsi chez *Salmo* (De Beer, 1937), *Exocoetus* (Lasdin, 1913)

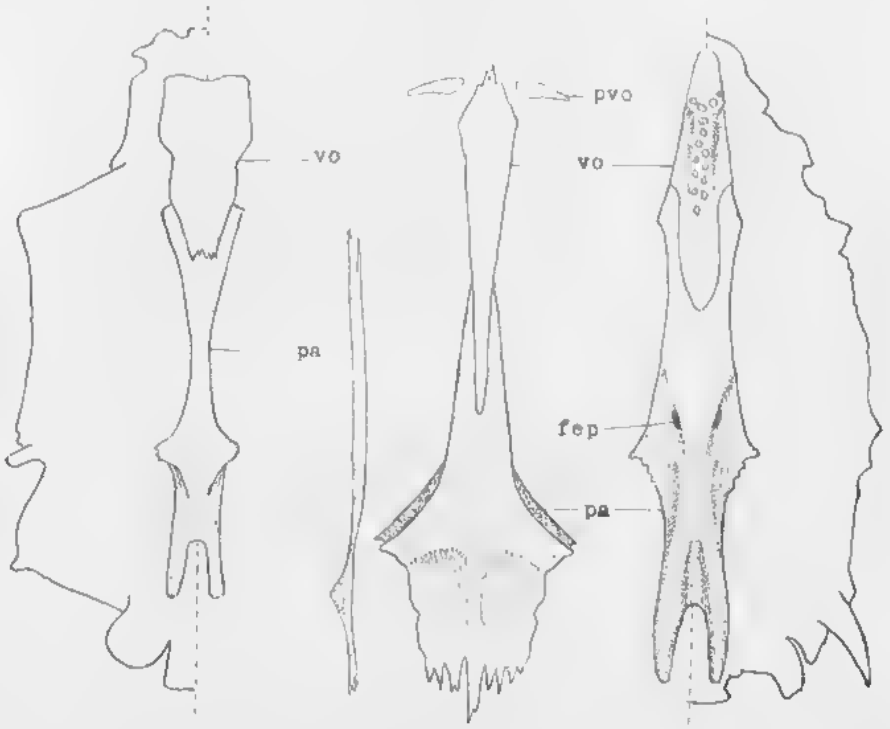


Fig. 53. — Parasphénoïde et vomer de *Xenocharax spilurus*, en vue ventrale, à gauche (d'après Daget, 1960), d'*Hoplosternum thoracatum*, en vue ventrale et en vue latérale gauche, au centre (d'après Hoedeman, 1960) et de *Salmo irideus*, en vue ventrale, à droite (d'après Devillers, 1958) ; fep, *foramen* pour l'artère efférente pseudobranchiale ; pa, parasphénoïde ; pvo, prévomer ; vo vomer.

et *Cyclopterus lumpus* (Ullmann, 1921). De même chez les Anguilliformes dont le vomer denté s'unit en outre aux prémaxillaires de façon à former un complexe prémaxillo-ethmo-vomérien caractéristique et qui se forme au cours de la métamorphose par soudure d'éléments antérieurement distincts. Chez certains *Siluroidei* comme *Hoplosternum thoracatum*, le vomer développe deux apophyses antéro-latérales qui s'individualisent à partir d'un certain stade de sorte que l'adulte possède un vomer impair et deux petits prévomers latéraux, un de chaque côté (Hoedeman, 1960). C'est

Source : MNHN, Paris

un cas curieux de formation d'un os surnuméraire. Une autre modification secondaire, apparue dans certaines lignées téléostéennes, concerne la position du vomer. En principe celui-ci est situé au-dessous de la région ethmoïdienne du crâne ; son extrémité caudale s'emboîte plus ou moins étroitement dans une dépression médiane creusée sur la face ventrale du parasphénoïde. Chez les *Acanthuroidei* et les *Callionymoidei*, le parasphénoïde en s'accroissant vers l'avant a glissé sous la région ethmoïdienne qu'il isole complètement du vomer reporté tout à fait en avant du neurocrâne proprement dit. Le vomer a parfois disparu par régression. Chez les *Trelidae* il ne s'ossifie plus (Matsubara, 1936) et il manque chez certains *Synodidae* de même que chez *Saccopharynx* et *Monognathus* dont les parasphénoïdes sont eux aussi très réduits ou absents.

Le dermopalatin, ossification dermique paire, typiquement dentée, et qui se soude parfois à l'autopalatin, peut, pour cette raison, être considéré comme une plaque arcuale correspondant à l'épiprémandibulaire. Un dermopalatin bien caractérisé existe chez les *Salmonidae* et les *Albulidae*. Chez *Salmo* il apparaît ventralement à l'apophyse ptérygoïde du palato-carré, séparé du cartilage par du tissu conjonctif. Les dents qui se sont formées avant l'os dermique se soudent à celui-ci et plus tard, le dermopalatin se fusionne avec l'autopalatin pour former un os mixte (De Beer, 1937). Chez *Albula vonorhynchus*, qui a deux ossifications autopalatines, le dermopalatin denté est soudé à l'ossification antérieure (Ridewood, 1901). Le fait que dans un certain nombre de familles le palatin est décrit comme denté laisse supposer qu'il s'agit ou d'un dermopalatin ou d'un os à deux composants, dermopalatin et autopalatin étant intimement fusionnés.

Le parasphénoïde est un os de membrane impair et médian qui ne se soude pas aux autres ossifications bien qu'il soit étroitement plaqué sous le neurocrâne. Très allongé, il s'étend généralement de la région ethmoïdienne à la région occipitale, parfois bien au delà de celle-ci comme chez *Clupea finta* (Ridewood, 1901). Sa partie médiane forme une expansion latérale dite *processus ascendens*, passant sous le plancher de la chambre trigéminofaciale et remontant plus ou moins le long de la commissure latérale. Lorsqu'il existe un myodome postérieur bien développé le parasphénoïde en constitue le plancher. Phylogénétiquement le parasphénoïde devait être à l'origine un petit os de membrane impair situé sous la région orbitaire du crâne. Il se serait accru en se fusionnant avec des plaques arcuales dentées paires correspondant aux éléments pharyngiens des arcs mandibulaire et hyoïdien. Basée principalement sur une étude comparative des formes archaïques fossiles moins évoluées que les Téléostéens et dont les parasphénoïdes se sont révélés représenter plusieurs stades successifs de fusion, cette interprétation conduit à admettre que le parasphénoïde des Actinoptérygiens primitifs comprenait : 1° des plaques arcuales mandibulaires formant la partie antérieure de l'os et le *processus ascendens anterior* dit aussi apophyse basiptérygoïde du parasphénoïde ; 2° des plaques arcuales hyoïdiennes formant la région postérieure de l'os et le *processus ascendens posterior* ou *processus ascendens sensu stricto*. Cette interprétation est en accord avec celle proposée pour les trabécules qui correspondraient au moins en partie

Source : MNHN, Paris

aux infrapharyngomandibulaires et pour la commissure latérale qui dériverait du suprapharyngohyal (Jarvik, 1960).

Quoique présentant un degré d'allongement vers l'arrière plus accusé que chez les Actinoptérygiens primitifs et jouant dans l'architecture du crâne un rôle plus important, le parasphénoïde des Téléostéens montre cependant dans certains cas des signes de régression. Les éléments constitutifs pairs ont complétement perdu leur individualité même au stade d'ébauche primordiale. En effet le parasphénoïde, dont l'ontogenèse a rarement été décrite chez les Téléostéens, semble se développer à partir d'un centre d'ossification unique et impair. Mais les extrémités sont souvent fourchues. La postérieure forme fréquemment deux pointes latérales qui encadrent l'ouverture postérieure du myodome lorsque celui-ci est bien développé et l'antérieure s'étend de part et d'autre de la pointe du vomer. Il en est ainsi par exemple chez *Salmo irideus* (Devillers, 1958) et *Xenocharax spilurus* (Daget, 1960). Les dents qui devaient primitivement garnir la plus grande partie du parasphénoïde, ont souvent disparu ou n'occupent plus qu'une surface très réduite. Un parasphénoïde denté a été signalé chez les *Elopidae*, les *Albulidae*, les *Notopteridae*, les *Pantodontidae*, les *Anabantidae*, etc... Chez les *Osteoglossidae* le parasphénoïde est denté sauf dans le genre *Heterotis* qui, a bien des points de vue, mérite d'être considéré comme le plus spécialisé de la famille. De même la plupart des *Mormyridae* ont un parasphénoïde denté alors que *Gymnarchus*, forme étroitement apparentée mais très spécialisée, à un parasphénoïde sans dents.

L'apophyse basiptérygoïde du parasphénoïde a généralement disparu chez les Téléostéens, comme l'apophyse de même nom de la base du neurocrâne et l'articulation palato-basale qui lui correspondait. On notera cependant que dans deux familles apparentées et relativement peu évoluées, celles des *Osteoglossidae* et des *Pantodontidae*, il existe une articulation entre l'entoptérygoïde et une apophyse latérale du parasphénoïde (Greenwood, 1960). Comme cette apophyse est antérieure au *processus ascendens sensu stricto*, il est vraisemblable qu'elle représente non pas une acquisition secondaire, mais l'homologue de l'apophyse basiptérygoïde du parasphénoïde des formes ancestrales, exceptionnellement conservée dans le groupe des *Osteoglossidae-Pantodontidae*. Quant au *processus ascendens sensu stricto* ou *processus ascendens posterior*, il est généralement bien individualisé mais son degré de développement varie. Chez *Gasterosteus aculeatus*, il rejoint une apophyse descendante du frontal et le contact s'établit juste en avant du sphénotique (Swinnerton, 1902). Un contact analogue entre parasphénoïde et frontal a en outre été signalé dans des groupes très divers tels que les *Opisthocephalidae* (Day, 1914), le genre *Moringua* (Tmewavas, 1932), les *Synbranchidae*, les *Lophiidae*, les *Dactylopteridae*, certains *Blennoidei*, etc... Chez *Lophius* le contact se fait en avant du *foramen opticum* et ne saurait par conséquent être l'homologue de celui qui existe chez *Gasterosteus*. Dans la plupart des cas c'est uniquement avec le prootique que le *processus ascendens* entre en contact.

La régression du parasphénoïde atteint son maximum chez certains Poissons de profondeur dont le crâne est très dégradé et l'ossification réduite.

Source : MNHN, Paris

Chez *Eurypharynx* il n'est représenté que par une petite lame osseuse. Il a complètement disparu chez *Saccopharynx* (Tchernavin, 1917) et *Monognathus* (Bertin, 1936).

Parmi les particularités du parasphénoïde des Téléostéens il y a lieu de signaler encore que la partie médiane de l'os est souvent percée d'un *foramen* pair pour le passage de la carotide. Il en est ainsi chez *Salmo* (Devillers, 1958), *Gasterosteus aculeatus* (Swinnerton, 1902), *Heterotis niloticus* (Daget et d'Aubenton, 1957), *Cromeria nilotica* (d'Aubenton, 1961). Il existe parfois un autre *foramen* pair pour l'artère efférente pseudobranchiale comme chez *Salmo* (Devillers, 1958). Un orifice médian et impair permettant une communication bucco-hypophysaire est exceptionnel. Il en a été signalé un chez *Elops saurus* (Olsson, 1958) et certains *Clupeoidei* (Misra et Sathyanesan, 1959). Il s'agit là de la persistance chez l'adulte d'un caractère habituellement embryonnaire mais qui est connu également chez certains Actinoptérygiens primitifs fossiles.

L'ectoptérygoïde est un os de membrane qui recouvre le bord latéral du palato-carré alors que l'entoptérygoïde se forme sur le bord médian du palato-carré et un peu plus en arrière que l'ectoptérygoïde. L'un et l'autre peuvent porter des dents ou non. L'ectoptérygoïde manque chez *Cromeria nilotica* (d'Aubenton, 1961) et l'entoptérygoïde chez les *Mormyroidei* et les *Callionymoidei*. Dans certains cas l'ébauche de l'entoptérygoïde se souderait à l'ectoptérygoïde pour former un seul os. Le ptérygoïde de *Syngnathus fuscus* pourrait avoir cette double origine (Kindred, 1921).

Un dermométaptérygoïde existait chez les Actinoptérygiens primitifs mais il a généralement disparu chez les Téléostéens sauf exception comme chez *Syngnathus fuscus* (Kindred, 1921). Chez *Heterotis niloticus*, un dermométaptérygoïde bien distinct du métaptérygoïde proprement dit est encore reconnaissable aux premiers stades de développement, mais les deux os se soudent ensuite et chez l'adulte ils ne peuvent plus être distingués l'un de l'autre (Daget et d'Aubenton, 1957). Chaque fois que le métaptérygoïde porte des dents, on devra suspecter une origine mixte et la fusion d'un composant dermique avec le composant de cartilage.

Les coronoïdes sont de petits os dermiques dentés qui recouvrent la face interne de la mâchoire inférieure. Ces os, en nombre variable, étaient bien développés chez les Actinoptérygiens primitifs et existent encore chez *Amia calva*. Mais les Téléostéens semblent les avoir perdus.

Du fait que l'identité d'origine et l'homologie de toutes les ossifications dermiques des parois buccale et pharyngienne ont été généralement méconnues, il reste encore beaucoup de points à préciser concernant leur mode de développement et même leur morphologie.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS SUR L'ÉVOLUTION DES TÉLÉOSTÉENS

Apparu à la fin du Jurassique supérieur, le super-ordre des Téléostéens comprend actuellement quelques vingt mille espèces. De tous les Vertébrés c'est le plus nombreux et le plus diversifié tant au point de vue anatomique qu'éthologique. En ce qui concerne la variabilité des caractères morphologiques et la multiplicité des adaptations à divers régimes alimentaires et à divers mode de vie, on estime que le seul sous-ordre des *Characoidei* présente;au moins autant, sinon plus, de diversité que, parmi les Mammifères, l'ensemble des Marsupiaux. On est donc en droit d'admettre que les processus évolutifs et les effets de la sélection naturelle se sont manifestés chez les Téléostéens d'une façon plus importante que dans n'importe quel autre groupe de Vertébrés et qu'ils doivent par conséquent y être plus faciles à étudier.

Les causes en sont multiples et deux seulement seront évoquées ici comme étant des principales. D'abord le nombre élevé de descendants auxquels une femelle peut donner naissance au cours de son existence. Il se chiffre par millions pour les espèces les moins spécialisées au point de vue de la reproduction et ne s'abaisse à quelques centaines que pour des espèces dont les œufs sont gardés ou protégés par les parents. Le cas d'*Hippocampus zosterae*, petite espèce pratiquant l'incubation marsupiale et qui n'a que six à huit œufs par ponte, est tout à fait exceptionnel. Or la multiplication des œufs augmente d'autant les chances d'apparition, dans un laps de temps donné, de mutations viables et de variations avantageuses pour la survie de l'espèce que la sélection naturelle et la ségrégation peuvent isoler. Secondement, le volume des océans et des eaux continentales, entièrement colonisés par les Téléostéens depuis la surface jusqu'aux grandes profondeurs, dépasse largement celui de la biosphère occupée par les Vertébrés terrestres et aériens ; les biotopes y sont plus nombreux et dans les eaux continentales l'isolement géographique y joue un rôle plus important. L'exemple des *Cichlidae* des grands lacs africains est souvent cité car il est topique de l'effet de la pression sélective exercée par les prédateurs et des effets de la ségrégation écologique ou géographique. Dans le lac Albert où existent de puissants carnivores, *Lates* et *Hydrocyon*, on ne trouve que 5 espèces de *Tilapia* et 5 espèces d'*Haplochromis* dont 4 endémiques. Dans le lac Victoria qui n'a pas de prédateurs comparables aux *Lates* ni aux *Hydrocyon* les *Cichlidae* sont représentés par 6 genres dont 3 endémiques et par 70 espèces dont 64 endémiques. La contrainte exercée par les prédateurs dans le lac Albert a donc eu un effet restrictif sur la variation des *Cichlidae* en ne laissant subsister que les formes les mieux adaptées pour y

Source : MNHN, Paris

échapper. Dans le lac Victoria par contre les *Cichlidae* ont trouvé des conditions favorables qui ont permis à un grand nombre de formes légèrement différentes les unes des autres de s'adapter aux diverses niches écologiques existant dans le lac.

La variabilité chez les Téléostéens affecte évidemment toutes les parties du corps et tous les organes mais plus singulièrement le crâne. Avec sa structure complexe et le grand nombre d'éléments osseux ou cartilagineux qui entrent dans sa composition, il est en effet plus susceptible de présenter des variations que des systèmes anatomiques simples comme par exemple le squelette axial ou les organes de la reproduction. Parmi les individus d'une espèce soumise à la pression de la sélection naturelle, ceux possédant les composants fonctionnels nerveux les plus efficients sont avantagés, qu'il s'agisse d'acuité des sens ou de rapidité et de coordination des mouvements. Des variations même minimes dans la disposition ou le degré de développement de ces composants fonctionnels ont donc pu avoir une signification évolutive en favorisant la survie des individus qui les présentaient. Or la plupart des centres nerveux et des organes sensoriels extéroceptifs sont groupés dans la région céphalique et, comme on l'a vu, ce sont la forme, le volume et la position relative de l'encéphale, des yeux, des sacs olfactifs et des organes stato-acoustiques qui conditionnent l'architecture du neurocrâne embryonnaire tandis que la répartition topographique des neuromastes invaginés détermine celle des centres d'ossification des os à canaux. Les *Mormyridae* ont, au cours de leur évolution, développé une véritable hypertrophie de tout le système de la ligne latérale qui comprend notamment des organes sensoriels spéciaux dits mormyromastes et une valvule du cervelet énorme recouvrant tout l'encéphale ; ils ont en outre acquis des organes électriques mais par contre leurs yeux ont régressé, leurs muscles oculaires sont devenus rudimentaires et leurs sacs olfactifs se sont atrophiés. Ces particularités du système nerveux ont entraîné le platytrabisme du crâne, l'absence de myodome et de capsule nasale pour ne citer que les traits les plus marquants qui rendent l'architecture du chondrocrâne des *Mormyridae* si différente de celle des Téléostéens typiques. Par ailleurs un grand nombre d'adaptations portent sur le régime alimentaire et le mode de préhension de la nourriture et se sont traduites, en ce qui concerne le crâne, par des modifications dans la morphologie des mâchoires, des dents, des plaques dermiques des cavités buccale et pharyngienne, etc...

Du fait de sa grande variabilité le crâne des Téléostéens constitue donc un champ de recherches particulièrement intéressant pour l'étude des lois générales qui ont présidé à l'évolution de tous les Vertébrés. Les facteurs héréditaires, c'est-à-dire la constitution génétique de l'œuf, déterminent sans doute le nombre, la localisation et la chronologie relative d'apparition des blastèmes, des centres de chondrification et des centres d'ossification ainsi que la vitesse et la durée de différenciation des divers éléments constitutifs du crâne. Mais la morphologie d'un os ou d'un cartilage dépend, semble-t-il, dans une très large mesure des organes environnants. C'est ainsi que des excisions pratiquées sur certains os de la série operculaire chez *Cyprinus carpio* ont montré que les limites de croissance d'un élément de

Source : MNHN, Paris

la série et par conséquent sa forme ne sont pas prédéterminées mais directement sous la dépendance de l'environnement. Lorsque le subopercule seul est excisé, son emplacement est occupé en partie par l'opercule et en partie par l'interopercule qui se développent tous deux au-delà de leurs limites normales d'extension. Lorsque l'opercule seul est enlevé, un nouvel opercule de petite taille est régénéré à partir du périoste de l'articulation avec l'hyomandibulaire ; en outre le préopercule et le subopercule s'étendent beaucoup plus qu'ils ne le font en présence d'un opercule de taille normale. Si l'excision affecte partiellement l'opercule, le subopercule et les deux premiers rayons branchiostèges, la régénération des os lésés se fait de façon à recouvrir toute la région operculaire mais il n'y a pas reconstitution exacte des os normaux. Par exemple le subopercule reste petit et la place laissée libre est occupée par une extension secondaire soit de l'opercule, soit du premier rayon branchiostège, soit même du second rayon branchiostège (Tatarko, 1934).

Ces données expérimentales ne sauraient être généralisées dans tous les cas, mais elles démontrent cependant que toutes les caractéristiques d'un crâne adulte ne sont pas directement déterminées par des facteurs génétiques. Un grand nombre d'entre elles s'élaborent à nouveau au cours de chaque ontogenèse et ne sont que le résultat d'ajustements à certains facteurs stéréostatiques ou mécaniques. Le cartilage en s'accroissant se moule sur les organes préexistants, organes des sens, nerfs, vaisseaux ou muscles, les ossifications parachondrales épousent étroitement la forme du cartilage sous-jacent, des fossettes ou des apophyses se différencient à la surface des os aux points d'insertion des muscles et des tendons, etc... Il semble même que la segmentation des arcs branchiaux cartilagineux soit en grande partie, sinon entièrement, le résultat du jeu de la musculature branchiale.

Les variations des facteurs héréditaires réglant les processus morphogénétiques craniens se sont, comme toute variation, produites au hasard. Mais de même que tous les isomères possibles d'un corps chimique n'ont pas la même stabilité et ne sont pas forcément produits au cours d'une réaction, toutes les combinaisons de gènes théoriquement possibles ne sont probablement pas viables et d'ailleurs le plus grand nombre de celles qui se trouvent réalisées sont éliminées par la sélection naturelle. Il en résulte que l'évolution du crâne, comme tous les phénomènes évolutifs, apparaît en fait orienté par des tendances statistiques, les unes propres à certains rameaux évolutifs, les autres générales pour tous les Téléostéens. Trois de ces dernières ont joué un rôle fondamental dans l'apparition des variations craniennes :

I. Tendance à la délamination de l'ectomésenchyme. Les cellules d'origine ectomésenchymateuse tendent à former, au cours de l'ontogenèse, des générations successives de blastèmes à potentialité squelettique qui s'enfoncent en profondeur et peuvent s'accoler ou s'incorporer aux éléments sous-jacents. Cette tendance permet de relier entre eux et d'expliquer des processus apparemment aussi divers que les suivants :

1° L'incorporation au neurocrâne d'éléments viscéraux appartenant

Source : MNHN, Paris

primitivement aux arcs prémandibulaire et mandibulaire. — 2° Incorporation au neurocrâne d'ossifications primitivement dermiques et superficielles. — 3° Incorporation de blastèmes de rayons aux blastèmes d'arcs viscéraux. — 4° Dédoublement des blastèmes d'os à canaux en deux composants, un membranodermique lamellaire et profond qui tend à s'autonomiser et un neurodermique tubulaire superficiel qui reste sous la dépendance des neuromastes. — 5° Soudure des dents aux os dermiques sous-jacents et des plaques dermiques arcuales, dentées ou non, aux arcs viscéraux. Des exemples de ces processus ont déjà été donnés dans diverses parties de la présente étude.

II. Tendance à la régression des ossifications. Tout se passe comme si les tissus mésenchymateux perdaient progressivement leurs potentialités ostéogénétiques primitives. La formation de tissu osseux s'arrête au stade de tissu ostéoïde sans aller jusqu'à celui de tissu osseux vrai ou bien la prolifération du tissu osseux devient de moins en moins vigoureuse et l'os définitif s'étend de moins en moins. A cette tendance générale se rattachent les processus suivants :

1° Des composants osseux qui se soudaient primitivement les uns aux autres s'individualisent et donnent chacun un os distinct. Ceci s'est produit non seulement pour les os du neurocrâne et les os de cartilage des mâchoires de tous les Téléostéens, mais aussi pour les composants neurodermiques d'os à canaux dans certaines lignées particulières comme chez les *Cyprinidae*. — 2° L'étendue et le volume des ossifications diminuent, le territoire qu'elles occupaient primitivement restant partiellement cartilagineux ou membraneux. — 3° Des centres osseux disparaissent totalement d'où une simplification progressive du crâne qui conserve à l'état adulte certains caractères juvéniles ou embryonnaires.

L'apparition de nouveaux centres d'ossifications n'est pas en contradiction avec cette tendance générale à la régression : elle en serait plutôt une manifestation particulière. Deux cas se produisent en réalité. Des centres néoformés apparaissent dans les zones intermédiaires entre deux ou plusieurs autres ossifications. C'est le cas des os anamestiques ou des os dits de remplissage ; de tels os sont toujours de taille relativement faible et ne s'observent que dans certaines lignées. Ou bien un centre d'ossification secondaire apparaît dans le territoire primitivement occupé par un os se formant à partir d'un centre unique. Il en résulte un os secondaire généralement moins développé et plus sujet à régression que l'os primitif. Ce serait le cas du supramaxillaire et du supraangulaire.

III. Tendance à l'hétérochronie des processus morphogénétiques. Le stade ontogénétique où s'organisent les différents blastèmes et la vitesse relative avec laquelle ils évoluent en cartilage ou en os sont susceptibles de variations très étendues. Ainsi le neurocrâne commence à se chondrifier avant le splanchnocrâne chez *Salmo*, mais l'inverse a lieu chez *Gadus*. Dans ce dernier genre, au stade de 11 mm la lame orbitonasale et le septe internasal sont déjà bien développés alors que chez *Anguilla* au stade de 11 mm,

Source : MNHN, Paris

le septe internasal ayant acquis sa forme normale, la lame orbitonasale qui apparaîtra plus tard n'est pas encore ébauchée. Dans le genre *Mormyrus*, la lame orbitonasale ne se forme à aucun stade. Les structures dont la différenciation est accélérée ont la possibilité de s'étendre davantage et de varier davantage que celles dont la différenciation est ralentie ou différée et qui régressent ou même, à la limite, disparaissent expulsées de l'ontogenèse.

Ces trois tendances ne se manifestent pas de façon isolée. Elles se combinent entre elles et peuvent ainsi produire un grand nombre de processus évolutifs différents. Considérons le cas d'un neuromaste et d'une portion de canal qui s'invaginent à un stade précoce de l'ontogenèse ; un blastème juxta-épithélial s'organise et s'enfonce en même temps, puis s'ossifie rapidement. L'os dermique à canal qui en résulte sera à un seul composant entièrement sous la dépendance du neuromaste. Si les processus d'invagination sont retardés par rapport à la formation du blastème, celui-ci pourra continuer à s'organiser et à s'enfoncer comme précédemment et lorsque le neuromaste s'invaginera un deuxième blastème se formera autour de lui. L'os à canal sera devenu à deux composants. Suivant l'importance de l'hétérochronie, les deux composants se souderont au stade blastème ou seulement après le début de l'ossification. Mais si le retard est trop important le membranodermique s'autonomisera ou bien régressera et disparaîtra. Il ne restera plus alors que le neurodermique qui disparaîtra à son tour si les neuromastes ne s'invaginent plus. Cet exemple montre comment s'établissent les rapports entre l'ontogenèse et la phylogenèse ; bien qu'hypothétique il constitue un schéma évolutif en accord avec les données actuelles de l'embryologie et de l'anatomie comparée. On remarquera qu'au cours d'une évolution comme celle qui vient d'être envisagée, l'ontogenèse diffère de plus en plus de ce qu'elle était à l'origine et que sous son aspect terminal elle ne rappelle en rien la phylogenèse.

Enfin toute tentative d'explication de l'évolution du crâne des Téléostéens par le jeu diversement combiné d'un petit nombre de tendances générales entraîne deux conséquences qui doivent être confrontées avec les faits observés :

1) Les tendances n'ont pas affecté simultanément ni avec la même intensité tous les processus craniogénétiques qui dépendent de facteurs génétiques différents. Les arcs branchiaux par exemple ont pu rester très primitifs alors que le neurocrâne ou la région des mâchoires, ayant évolué rapidement, sont hautement spécialisés. De même le frontal a pu ne subir aucune variation notable alors que certains os à canaux circumorbitaires ont régressé d'une façon importante ou même ont disparu. Il en résulte qu'un crâne dans son ensemble ne pourra le plus souvent être considéré ni comme primitif ni comme évolué. Or chez les Téléostéens actuels, formes d'aboutissement d'une très longue évolution, on constate effectivement un mélange de caractères archaïques et de caractères de spécialisation sans qu'il soit toujours facile de faire le partage entre ces deux catégories de caractères à limites imprécises à moins d'une étude comparative approfondie de chaque cas particulier.

Source : MNHN, Paris

2) Les tendances étant générales ont pu se manifester selon des modalités analogues et produire les mêmes résultats dans plusieurs lignées indépendantes. Par exemple la régression ou la disparition d'un élément osseux a pu se réaliser chez des formes déjà engagées dans des directions évolutives bien distinctes. Il en résulte que l'absence d'un os n'implique obligatoirement aucune parenté réelle entre les Téléostéens chez lesquels on l'observe ; tout ce que l'on peut dire c'est que, dans un groupe donné, les formes qui ont perdu un os donné, ou dont cet os est réduit, sont plus spécialisées que celles qui le possèdent encore bien développé. En ce qui concerne le basisphénoïde par exemple, les *Psettoidoidei* sont moins spécialisés ou moins évolués que les *Pleuronectoidei* et les *Soleoidei*. De même les *Characoidei* sud-américains dont l'intercalaire est extérieur à la paroi du neurocrâne sont plus primitifs, à ce point de vue, que les *Citharinidae* africains dont l'intercalaire est incorporé au neurocrâne.

En définitive et tenant compte des remarques précédentes, l'hypothèse du polyphylétisme des Téléostéens apparaît très vraisemblable de même que le caractère artificiel de certains rapprochements systématiques effectués au su de particularités qui pourraient très bien résulter de convergence fortuites. Démembrements et tentatives de regroupements ne sont donc pas prêts d'être terminés dans un ensemble aussi vaste et, il faut le reconnaître, encore aussi mal connu, que celui des Téléostéens avant que tous les les *taxa* morphologiques connus soient rangés en un système phylogénétique cohérent et satisfaisant.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Allis (E. P.). — The lateral sensory system in the *Murenidae*. *Intern. Monats. Anat. Phys.*, 20, 1903, p. 125-170, pl.

— The skull and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. *Journ. Morph.*, 18, 1903, p. 45-328, 12 pl.

— The pseudobranchial and carotid arteries in *Ameiurus*. *Anat. Anz.*, 33, 1908, p. 256-270, fig.

— The cranial anatomy of the mail-cheeked Fishes. *Zoologica*, 22, 1909, p. 1-219, 5 pl.

Aubenton (F. d'). — Étude de l'appareil branchiospinal et de l'organe supra-branchial d'*Heterotis nilotieus* Ehrenberg 1827. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 17, n° 4, 1955, p. 1179-1201, 17 fig.

— Morphologie du crâne de *Cromeria nilotica occidentalis* Daget 1954. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 23, n° 1, 1961, p. 131-164, 14 fig.

Assheton (R.). — The development of *Gymnarchus niloticus*, in The work of John Samuel Budgett. *Cambridge*, 1907, p. 293-422, pl. 16-21, fig. 86-165.

Bamford (T. W.). — Cranial development of *Galeichthys felis*. *Proc. Zool. Soc. London*, 118, 1948, p. 364-391, 17 fig.

Bauchot (M. L.). — Étude des larves Leptocéphales du groupe *Leptocephalus lanceolatus* Stromman et identification à la famille des *Serrivomeridae*. *Dana Report*, n° 48, 1959, 148 pp., 103 fig., 2 pl.

Beebe (W.) et Crane (J.). — Deep-sea fishes of the Bermuda oceanographic expeditions. *Melanostomiatidae*. *Zoologica*, 24, 1939, p. 65-328, 77 fig.

Berg (L. S.). — Classification of fishes, both recent and fossil. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sc. U.R.S.S.*, 20, 1955, 286 pp., 263 fig.

Berrill (N. J.). — The development of the skull in the Sole and Plaice. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 69, 1925, p. 217-244, 15 fig.

Bertelsen (E.). — The Ceriatioid fishes. Ontogeny, taxonomy, distribution and biology. *Dana Report*, n° 39, 1951, 276 pp., 141 fig., 1 pl.

Bertin (L.). — Un nouveau genre de Poissons Apodes caractérisé par l'absence de mâchoire supérieure. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 61, 1936, p. 533-540, 4 fig.

— Appareil digestif et organes de la respiration aquatique, in P. P. Grassé, Traité de Zoologie, 13, fasc. 2, 1958, p. 1248-1341, fig. 893-967.

Bertmar (G.). — On the ontogeny of the chondral skull in *Characidae*, with a discussion on the chondrocranial base and the visceral chondrocranium in fishes. *Acta Zool.*, 40, n° 1-2, 1959, p. 203-304, fig.

— On the ontogeny and evolution of the arterial vascular system in the head of the african Characidean fish *Hepsetus odoe*. *Acta Zool.*, 43, 1962, p. 255-295, 12 fig.

Besrukov (E. A.). — Die Entwicklung des Chondroeraniums bei *Esox lucius* L. *Rev. Zool. Russe*, 8, 1928, p. 89-111.

Bhargava (H. N.). — The development of the chondrocranium of *Mastacembelus armatus* (Cuv. et Val.). *Journ. Morphol.*, 102, n° 3, 1958, p. 401-426, 9 pl.

Source : MNHN, Paris

Blanc (M.). — Contribution à l'étude de l'ostéogenèse chez les Poissons Téléostéens. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, Zool., 7, 1953, 146 pp., 75 fig., 6 pl.

Boas (T. E. V.). — Die Zahne der Scaroiden. *Zeits. Wiss. Zool.*, 32, 1879, p. 189-215.

Boeke (J.). — Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. II. Die Segmentierung des Kopfmesoderms, die Genese der Kopfhöhlen, das Mesectoderm der Ganglienleisten und die Entwicklung der Hypophyse bei den Macaenoiden. *Nederl. Bijdr. Anat.* (Petrus Camper), 1904, 2, p. 439-510, 3 pl., 25 fig.

Böker (H.). — Der Schädel von *Salmo salar*. Ein Beitrag zur Entwicklung des Teleostierschädels. *Anat. Hefte*, 49, 1913, p. 359-397, 4 pl., 10 fig.

Chabanaud (P.). — Contribution à l'ostéologie comparative des Poissons principalement des Téléostéens Hétérosomes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 58, 1933, p. 140-168, 21 fig.

— Poissons Hétérosomes de la côte atlantique du Maroc. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 35, 1933, p. 1-111, 51 fig., 2 pl.

— Le complexe basisphénoïdien et le septum orbitaire radical des Poissons Hétérosomes. *C. R. Acad. Sc.*, 198, 1934, p. 1875.

— Le neurocrâne osseux des Téléostéens dissymétriques après la métamorphose. *Ann. Inst. Océan.*, 16, 1936, p. 223-297, 112 fig.

— Contribution à la morphologie des Téléostéens appartenant à diverses familles de l'ordre des *Blennioidea*. Description d'une espèce et d'un genre inédit. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 67, 1942, p. 111-120, 7 fig.

Chapman (W. M.). — The osteology and relationships of the bathypelagic fish *Macropinna microstoma* Chapman, with notes on its visceral anatomy. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (11), 9, 1942, p. 272-304, 9 fig.

— The osteology and relationships of the *Argentinidae*, a family of oceanic fishes. *Journ. Washington Ac. Sc.*, 32, n° 4, 1942, p. 104-117, 8 fig.

— The osteology and relationships of the bathypelagic fishes of the genus *Bathylagus* Günther with notes on the systematic position of *Lenroglossus stilbius* Gilbert and *Theobromus callorhinus* Lucas. *Journ. Washington Ac. Sc.*, 33, n° 5, 1943, p. 147-160, 8 fig.

Chranilov (N. S.). — Ueber die Eigentümlichkeiten des Schadelbaues bei Cobitiden. *Rev. Zool. Russe*, 7, n° 3, 1927, p. 87-103, fig.

— Ueber den Cyprinidenschädel (*Processus pharyngealis*). *Trav. Soc. Nat. Leningrad*, 58, 1928, p. 39-62, 7 fig.

Clapp (C. M.). — The lateral line system of *Batrachus tau*. *Journ. Morph.*, 15, 1899, p. 223-264, 4 pl., 8 fig.

Daget (J.). — Contribution à l'étude de la région mandibulaire des Sélachoïdes. *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, 37, n° 2, 1948, p. 82-117, 8 fig.

— Sur trois espèces de *Ctenopoma* (Poissons *Anabantidae*) de l'Ouest africain. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 20, n° 2, 1958, p. 539-561, 7 fig.

— Le genre *Paradistichodus* (Poissons Characiformes). *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 20, n° 4, 1958, p. 1360-1378, 12 fig.

— Note sur les *Distichodus* (Poissons Characiformes) de l'Ouest africain. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 21, n° 4, 1959, p. 1275-1303, 14 fig.

— Fusion entre le palato-carré et le neurocrâne chez *Hyperopisus occidentalis* Gthr. (*Pisces, Mormyridae*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 85, n° 1, 1960, p. 115-119, 4 fig.

— Le genre *Xenocharax* (Poissons Characiformes). *Rec. Zool. Bot. Afr.*, 61, n° 1-2, 1960, p. 35-48, 10 fig.

— Note sur les *Nannocharax* (Poissons Characiformes) de l'Ouest africain. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 23, n° 1, 1961, p. 165-181, 10 fig.

— Le genre *Citharidium* (Poissons Characiformes). *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 24, n° 2, 1962, p. 505-522, 13 fig.

— Le genre *Citharinus* (Poissons Characiformes). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 66, n° 1-2, 1962, p. 81-106, 12 fig.

— et Aubrenton (F. d'). — Développement et morphologie du crâne

Source : MNHN, Paris

d'*Heterotis nilotieus* Ehrenberg. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 19, n° 3, 1957, p. 881-936, 31 fig.

— Morphologie du chondrocrâne de *Mormyrus rume* C. et V. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 22, n° 3, 1960, p. 1013-1052, 13 fig.

Dalcq (A.) et Pasteels (J.). — Le développement des Vertébrés, in P. P. Grassé, Traité de Zoologie, 12, 1954, p. 35-201, fig. 5-117.

David (L.). — Die Entwicklung der Clariiden und ihre Verbreitung. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 28, n° 1, 1935, p. 77-147, fig.

Day (A.). — The osseous system of *Ophiocephalus striatus* Bloch. *Philippine Journ. Sc.*, 9, sect. D, 1914, p. 19-55, 19 pl., 7 fig.

De Beer (G. R.). — The Development of the vertebrate skull. *Oxford*, 1937, 552 pp., 143 pl.

Devillers (Ch.). — Recherches sur le crâne dermique des Téléostéens. *Ann. Paléont.*, 33, 1947, 94 pp., 50 fig.

— Quelques aspects de l'évolution du crâne chez les Poissons. *Année biol.*, 26, 1950, p. 145-180.

— Le crâne des Poissons, in P. P. Grassé, Traité de Zoologie, 13, fasc. 1, 1958, p. 551-687, fig. 345-443.

Dobben (W. H. van). — Ueber den Kiefermechanismus ihrer Knochenfische. *Arch. Neerl. Zool.*, 2, 1935, p. 1-72, 50 fig.

Edgeworth (F. H.). — The cranial muscles of Vertebrates. *Cambridge*, 1935, 300 pp., 841 fig.

Fiebiger (J.). — Ueber den Bau und die Mechanik des Karpfenrüssels. *Zeits Mikr. Anat. Forsch.*, 27, 1931, p. 582-612, 1 pl., 19 fig.

Florkin (M.). — Caractères biochimiques des Vertébrés, in P. P. Grassé, Traité de Zoologie, 12, 1954, p. 1064-1088.

Fürbringer (M.). — Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, in Festschrift v. C. Gegenbaur. *Leipzig*, 1897, p. 349-788, fig., pl.

Gaupp (E.). — Die Entwicklung des Kopfskelettes, in O. Hertwig, Handbuch Entwicklungslehre der Wirbeltiere, 3, pt. 2, 1905, p. 627-688, 20 fig.

Goodrich (E. S.). — On the development of the segments of the head in *Scyllium*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 63, 1918, p. 1-30, 2 pl.

— Studies on the structure and development of Vertebrates. *London*, 1930, 837 pp., 754 fig.

Greenwood (P. H.). — A new species of *Clariallabes* (*Pisces*, *Clariidae*), from the Nile. *Proc. Zool. Soc. London*, 127, 4, 1956, p. 555-564, 2 fig.

— et Thomson (K. S.). — The pectural anatomy of *Pantodon buchholzi* Peters (a freshwater flying fish) and the related *Osteoglossidae*. *Proc. Zool. Soc. London*, 135, 2, 1960, p. 283-301, 9 fig.

Gregory (W. K.). — Fish skulls : a study of the evolution of natural mechanisms. *The Amer. Phil. Soc.*, 23, 1933, p. 75-481, 302 fig.

— et Conrad (G. M.). — The phylogeny of the Characin Fishes. *Zoologica*, 23, 1938, p. 319-360, 37 fig.

Günther (K.) et Deckert (K.). — Morphologie und Funktion des Kiefer- und Kiemen- apparates von tiefseefischen der Gattungen *Midacosteus* und *Photostomias* (*Teleostei*, *Isospondyli*, *Stomiatoidea*, *Malacosteidae*). *Dana Report*, n° 49, 1959, 54 pp., 33 fig.

Haines (R. W.). — The posterior end of Meckel's cartilage and related ossifications in bony Fishes. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 80, 1937, p. 1-38, 16 fig.

Hammarberg (F.). — Zur Kenntnis der ontogenetischen Entwicklung des Schädels von *Lepidosteus platystomus*. *Acta Zool.*, 18, 1937, p. 209-337, 65 fig.

Harrington (R. W.). — The osteocranium of the American cyprinid fish *Notropis bifrenatus* with an annotated synonymy of teleost skull bones. *Copeia*, 1955, p. 267-290, 8 fig.

Heim (W.). — Ueber die Rachensäcke der Characiniden und ihre verwandte akzessorische Organe bei andern Teleostiern. *Zool. Jahrb.* (*Anat.*), 60, 1935, p. 61-106, 32 fig., 2 pl.

Source : MNHN, Paris

HENSCHEL (J.). — Der Atmungsmechanismus der Teleostier. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 14, 1939, p. 249-260.

HOEDEMAN (J. J.). — Studies on Callichthyid Fishes, 4-5, Development of the skull of *Callichthys* and *Hoplosternum*. *Bull. Aquatic Biol.*, I, n° 10, 1960, p. 73-84, fig. 14-19 et 2, n° 13, 1960, p. 21-36, fig. 20-31.

HOFER (H.). — Bau und Mechanik des Schädels von *Zeus punctio*. *Zool. Jahrb.* (*Anat.*), 64, 1938, p. 483-510, 11 fig.

HOLMGREN (N.). — Studies on the head of fishes. *Acta Zool.*, 21, 1940, p. 51-267 ; 22, 1941, p. 1-100, 74 fig. ; 23, 1942, p. 129-161, 54 fig. et 24, 1943, p. 1-188, 85 fig.

— et STENSIÖ (E.). — Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische, in BOLK, GOPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, Hand. vergl. Anat. Wirbelt., 4, 1936, p. 233-500, fig. 203-373.

HORA (S. L.) et LAW (N. C.). — Respiratory adaptations of the south indian Honcalopterid fishes. *J. R. Asiat. Soc. Bengal Sc.*, 8, 1942, p. 39-46, 4 fig.

HUBENDICK (B.). — Zur Kenntnis der Entwicklung des Primordialcraniums bei *Leuciscus rutilus*. *Ark. f. Zool.*, 34 A, n° 7, 1942, p. 1-35, 18 fig.

JARVIK (E.). — On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian Osteolepid fishes of Scotland. *Kungl. Sv. Vet. Handl.*, sér. 3, 25, n° 1, 1948, 301 pp., 85 fig., 37 pl.

— On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. *Kungl. Sv. Vet. Handl.*, sér. 4, 5, n° 1, 1954, 104 pp., 47 fig.

— Dermal fin-rays and Holmgren's principle of delamination. *Kungl. Sv. Vet. Handl.*, sér. 4, 6, n° 1, 1959, 51 pp., 22 fig., 3 pl.

— Théories de l'Évolution des Vertébrés. *Paris*, 1960, 104 pp., 30 fig.

KINGSLEY (J. E.). — The skull of *Amiurus*. *Illinois Biol. Monogr.*, 5, 1919, n° 1, 120 pp., 8 pl.

— The chondrocranium of *Syngnathus fuscus*. *Journ. Morph.*, 35, 1921, p. 425-456.

KIRCKHOFF (H.). — Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. *Zool. Jarhb.* (*Anat.*), 76, 1958, p. 461-540, 63 fig.

KULKARNI (C. V.). — The osteology of Indian Cyprinoidants. Pt. 1. Comparative study of the head skeleton of *Aplocheilus*, *Oryzias* and *Horaichthys*. *Proc. Nat. Inst. Sc. Ind.*, 14, 1948, p. 65-119, 23 fig.

LASHIN (W.). — Der Bau und die Entwicklung des Schädels von *Exocoetus*. *Trav. Soc. Imp. Nat. Petersbourg*, 14, 1913, n° 1, p. 12-36, 1 pl.

LE DANOIS (Y.). — Étude ostéologique, myologique et systématique des Poissons du sous-ordre des Orbiculates. *Ann. Inst. Océan.*, 36, n° 1, 1959, 274 pp., 221 fig.

LEHMAN (J. P.). — Sous-classe des Actinoptérygiens. Généralités et évolution, in P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, 13, fasc. 3, 1958, p. 2070-2129, fig. 1479-1505.

LEKANDER (B.). — The sensory line-system and the canal bones in the head of some *Ostariophysi*. *Acta Zool.*, 30, 1949, p. 1-131, 67 fig.

LLOYD (R. E.). — Notes on the skull of the genus *Aulostomatomorphus*, with descriptions of some new deep-sea fish. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (7), 18, 1906, p. 306-308, 1 fig.

MACKINTOSH (N. A.). — The chondrocranium of the Teleostean fish *Sebastes marinus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1923, 2, p. 501-513, 9 fig.

MATSUBARA (K.). — A review of two genera of Japanese sculpins *Ereunias* and *Marukawichthys*, with special reference to their systematic positions. *Journ. Imp. Fish. Inst. Tokyo*, 31, n° 2, 1936, p. 97-114, 8 fig.

MISRA (A. B.) et SATHYANESAN (A. G.). — On the persistence of the urohypophysial duct in some clupeoid fishes. *Proc. Int. Congr. Zool.*, 15, 1959, p. 999-1000.

MONOD (Th.). — Sur l'appareil kranchiospinal de quelques Téléostéens tropicaux. *Bull. I.F.A.N.*, 11, n° 1-2, 1949, p. 36-76, 30 fig.

Source : MNHN, Paris

— Notes d'Ichtyologie ouest-africaine. *Bull. I.F.A.N.*, 12, n° 1, 1950, p. 1-71, 110 fig.
— Dents à fonction non alimentaire chez un Téléostéen. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 23, n° 4, 1951, p. 357-359, 9 fig.
— A propos du pseudobranchium des *Antennarius* (*Pisces*, Lophiiformes). *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 22, n° 2, 1960, p. 620-698, 83 fig.

Nawar (G.). — On the anatomy of *Clarias lazera*. I. Osteology. *Journ. Morph.*, 94, n° 3, 1954, p. 551-586, 9 fig.

Nielsen (E.). — Studies on triassic fishes. I. *Medd. Grönland*, 138, 1942, 394 pp., 30 pl., 78 fig.

Norman (J. R.). — The development of the rhondrocranium of the eel (*Anguilla vulgaris*), with observations on the comparative morphology and development of the chondrocranium in bony fishes. *Philos. Trans.*, B, 214, 1926, p. 369-464, 56 fig.

Nybelin (O.). — A gular plate in *Albula vulpes* (L.). *Nature*, 188, 1960, p. 78.

Oliva (O.). — The myodome of the Sea-Trout (*Salmo trutta trutta* L.) and the Rainbow-Trout (*Salmo gairdneri irideus* Gibb.). *Acta Biol. Cracov., Znol.*, 4, 1961, p. 171-182, 8 fig., 1 pl.

Olsson (R.). — A bucco-hypophysial canal in *Elops saurus*. *Nature*, 182, 1958, p. 1745-1746, 1 fig.

Omarkhan (M.). — The morphology of the rhondrocranium of *Gymnarchus niloticus*. *Journ. Linn. Soc. London*, 41, n° 281 (1948), 1949, p. 452-481, 19 fig.
— The lateral sensory canals of larval *Notopterus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 118, 4, 1949, p. 938-972, 16 fig., 6 pl.
— The development of the rhondrocranium of *Notopterus*. *Journ. Linn. Soc. London*, 41, n° 282, 1950, p. 608-623, 12 fig.

Parr (A. E.). A contribution to the osteology and classification of the orders *Iniomi* and *Xenoberyces*. *Occ. Pap. Bingham Ocean. Coll.*, n° 2, 1929, 45 pp., 19 fig.
— Jugostegalia, an accessory skeleton in the gill cover of the Eels of the genus *Myrophis*. *Copeia*, 1930, n° 3, p. 71-73, 1 fig.

Parrington (F. R.). — A theory of the relations of lateral lines to dermal bones. *Proc. Zool. Soc. London*, 119, 1949, p. 65-78, 2 fig.

Pehrson (T.). — Some points in the cranial development of Teleostomian fishes. *Acta Zool.*, 2, 1922, p. 1-63, 24 fig.
— The development of dermal bones in the skull of *Amia calva*. *Acta Zool.*, 21, 1940, p. 1-50.
— The development of latero-sensory canal bones in the skull of *Esox lucius*. *Acta Zool.*, 25, 1944, p. 135-157, 17 fig.
— The system of pit organs lines in *Gymnarchus niloticus*. *Acta Zool.*, 26, 1945, p. 1-8, 3 fig.

Pellegrin (J.). — Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des Poissons de la famille des *Cichlidae*. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 16, 1903, p. 41-399, 42 fig., 4 pl.

Piveteau (J.). — Le problème du crâne, in P. P. Grassé, Traité de Zoologie, 12, 1954, p. 553-604, fig. 380-415.

Ramaswami (L. S.). — The chondrocranium of *Gambusia* (*Cyprinodontes*) with an account of the osteocranium of the adult. *Journ. Mysore Univ.* (n. s.), 6, 1945, p. 19-45, 4 pl., 5 fig.
— The homaloptérid skull. *Proc. Zool. Soc. London*, 118, 1948, p. 515-538, 32 fig.
— Skeleton of Cyprinoid fishes in relation to phylogenetic studies. *Proc. Nat. Inst. Sc. India*, 18, 1952, p. 125-150, 28 fig. et p. 495-537, 16 fig.

Rayner (D. H.). — The structure of certain jurassic Holosteans with special reference to their neurocrania. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 223 B, 1948, p. 287-345, 35 fig., 4 pl.

Regan (C. T.). — The classification of the Teleostean fishes of the order *Synentognathi*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8), 7, 1911, p. 327-335, pl. 9.

Source : MNHN, Paris

— The classification of the Teleostean fishes of the order *Ostariophysi*. 1. *Cyprinoidea*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8), 8, 1911, p. 13-32, 2 fig., 1 pl.
— The classification of the Teleostean fishes of the order *Ostariophysi*. 2. *Siluroidea*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8), 8, 1911, p. 553-577, 3 fig.
— The morphology of a rare oceanic fish, *Stylophorus chordatus* Shaw. *Proc. R. Soc.*, B, 96, 1924, p. 193-207, 12 fig.
— The fishes of the genus *Gigantura*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (9), 15, 1925, p. 53-59, 4 fig.

Regan (W. G.). — On the cranial osteology of the fishes of the families *Elopidae* and *Albulidae*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1904, 2, p. 35-81, 16 fig.
— On the cranial osteology of the Clupeoid fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 1904, 2, p. 448-493, fig. 118-143.
— On the cranial osteology of the fishes of the families *Mormyridae*, *Notopteridae* and *Hyodontidae*. *Journ. Linn. Soc. London*, 29, 1904, p. 188-217, 4 pl.
— On the cranial osteology of the fishes of the families *Osteoglossidae*, *Pantodontidae* and *Phractolaemidae*. *Journ. Linn. Soc. London*, 29, 1905, p. 252-283, 3 pl.
— On the skull of *Gonorhynchus greyi*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (7), 15, 1905, p. 361-372, 5 fig.

Ryder (J. A.). — On the development of osseous fishes, including marine and freshwater forms. *Rep. U.S. Comm. Fish.*, 13, 1887, p. 488-604, 30 pl., 7 fig.

Sagemehl (M.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden. *Morph. Jahrb.*, 10, 1885, p. 1-119, 2 pl.
— Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cypriniden. *Morph. Jahrb.*, 17, 1891, p. 489-595, 3 pl.

Smith (H. M.). — Respiratory movements in *Gyrinocheilus*. *J. Siam. Soc. Hist. Suppl.*, 7, 1931, p. 187-189.

Srinivasachar (H. R.). — The development of the chondrocranium in *Ophicephalus*. *Journ. Linn. Soc. London*, 42, 1953, p. 238-259, 23 fig., 2 pl.

Starks (E. C.). — On a communication between the air bladder and the ear in certain spiny-rayed fishes. *Science*, 28, 1908, p. 613-614.
— Bones of the ethmoid region of the fish skull. *Stanford Univ. Publ.*, 4, 1926, p. 139-338, 51 fig.

Stensiö (E.). — The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. Fam. *Cephalaspidae*. *Skrif. Svalb. Nord.*, 12, 1927, 391 pp., 102 fig.

Stöhr (P.). — Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Festschr. 300-J.-Feier Jul.-Max. Univ. Würzburg, 2, n° 4, 1882, 23 pp., pl.

Swinnerton (H.). — A contribution to the morphology of the Teleostean head skeleton based upon a study of the developing skull of the three spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 45, 1902, p. 503-593, 4 pl., 5 fig.
— Osteology of *Cromeria nilotica* and *Galaxias attenuatus*. *Zool. Jahrb.* (*Anat.*), 18, 1903, p. 58-70, 15 fig.

Tatarko (K.). — Restitution des Kiemendeckels des Karpfens. *Zool. Jahrb.* (*Zool.*), 53, 1934, p. 461-500, 15 fig.

Tchernavin (V.). — Nuptial changes of the skeleton of the salmon. *Bull. Bureau Fisheries*, 1, 1, Petrograd, 1918 (cité d'après Berg, 1955).
— *Ann. State Inst. Exp. Agron. Petrograd*, 1, n° 3, 1923 (cité d'après Berg, 1955).
— Notes on the chondrocranium and branchial skeleton of *Salmo*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1938, B, p. 347-364, 14 fig.
— The breeding characters of salmon in relation to their size. *Proc. Zool. Soc. London*, 113, B, 1943, p. 206-232, 5 fig., 6 pl.
— Six specimens of *Lyomeri* in the British Museum with notes on the

Source : MNHN, Paris

skeleton of *Lyomeri*. *Journ. Linn. Soc. London* (*Zool.*), 41, 1947, p. 288-350, 15 fig., 2 pl.

— On the mechanical working of the head of bony fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 118, 1, 1948, p. 129-143, 11 fig.

THYS VAN DEN AUDENAERDE (D. F. E.). — L'anatomie de *Phractolaemus ansorgei* Blgr. et la position systématique des *Phractolaemidae*. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.*, Tervuren, sér. in-8°, Zool., 103, 1961, p. 99-167, 27 fig., 9 pl.

TOMES (C. S.). — On differences in the histological structure of teeth occuring in a single family, the *Galidae*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 41, 1899, p. 459-469, pl.

TOMIYAMA (I.). — Comparative studies on the opisthotic bone of *Sparidae*. *Journ. Fac. Sc. Tokyo*, sect. IV, 2, 1931, p. 309-317, 9 fig.

TORLITZ (H.). — Ana'omische und entwicklungsgeschichtliche Beiträge zur Artfrage unseres Flussaales. *Z. Fischerei*, 21, 1922, p. 1-48, 4 pl.

TRETYAKOV (D.). — Seismo-sensory canals on the head of the *Clupeidae*. *Zool. Journ. Moscow*, 17, 1938, p. 763-776, 9 fig.

TREWAVAS (E.). — A contribution to the classification of the fishes of the order Apodes. *Proc. Zool. Soc. London*, 1932, p. 639-659, 9 fig., 14 pl.

— On the structure of two oceanic fishes, *Cyema atrum* Günther and *Opisthoproctus soleatus* Vaillant. *Proc. Zool. Soc. London*, 1933, 2, p. 601-614, 8 fig.

UHLMANN (E.). — Studien zur Kenntniss des Schädels von *Cyclopterus lumpus* L. *Jena. Z. Naturw.*, 57, 1921, p. 1-370, 2 pl.

WALTHER (J.). — Die Entwicklung der Drehknochen am Kopfskelett des Hechtes (*Esox lucius*). *Jena. Z. Naturw.*, 16, 1883, p. 59-84, 2 pl.

WEITZMAN (S. H.). — The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichth. Bull.*, 8, n° 1, 1962, 77 pp., 21 fig.

WELLS (F. R.). — On the morphology of the rhombencranium of the larval Herring (*Clupea harengus*). *Proc. Zool. Soc. London*, 1922, 2, p. 1213-1229, 11 fig.

WIJHE (J. W. van). — Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. *Verh. K. Akad. Wetensch.*, 22, 1882, p. 1-50, 5 pl.

WILCOX (M. A.). — Notes on the occipital region of the trout, *Trutta fario*. *Zool. Bull. Boston*, 2, 1899, p. 151-154, fig.

WILLEM (V.). — Le synchronisme des mouvements respiratoires et des pulsations cardiaques chez les Poissons. *Bull. Ac. R. Belg.* (*Sc.*), 27, 1941, p. 49-64.

— Les manœuvres respiratoires chez les Poissons Téléostéens. *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, 23, n° 29, 1947, 15 pp., 4 fig.

WILLIAMS (S. R.). — Changes accompanying the migration of the eye and observations on the tractus opticus and tectum opticum in *Pseudopleuronectes americanus*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 40, 1902, p. 1-57, 5 pl., 7 fig.

WOHLFAHRT (Th. A.). — Anatomischen Untersuchungen über die Seitenkanäle der Sardine (*Clupea pilchardus* Walb.). *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 33, 1937, p. 381-411, 15 fig.

WOSKOBOINIKOFF (M. M.). — Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. *Zool. Jahrb.* (*Anat.*), 55, 1932, p. 315-488, 15 fig.

ZANDER (E.). — Das Kiemenfilter bei Tiefseefischen. *Z. Wiss. Zool.*, 85, 1906, p. 157-182, pl. 17, fig.

Source : MNHN, Paris

INDEX DES AUTEURS CITÉS

Les chiffres en caractères ordinaires indiquent les pages et les chiffres en *italiques* les numéros des figures.

Allis, 192, 232, 246, 256, 258, 260, 267, 269, 271, 273, 283, 293, *37*.
Aubenton (d'), 222, 243, 258, 262, 266, 267, 269, 273, 274, 283, 294, 297, 308, — *36*.
Assheton, 192, 206.
Bauchot, 227, 229.
Bebbe et Crane, 282.
Berg, 206, 238, 250, 284, — *25*, *28*, *42*, *50*.
Berrill, 189, 195, 208, 229, 232.
Bertelsen, 283.
Bertin, 255, 298, 304, 308, *52*.
Bertmar, 166, 172, 179, 187, 188, 189, 192, 194, 195, 196, 200, 205, 206, 211, 214, 219, 220, 223, 225, 226, 227, 228, 230, 233, — *22*, *23*.
Besrukov, 188.
Bhargava, 188, 189, 194, 197, 200, 205, 206, 207, 211, 221, 223, 227, 233.
Blanc, 179, 180, 182, 234, 290, 291, 300, — *47*.
Boas, 278.
Boeke, 172.
Boker, 206, 225, *20*.
Chabanaud, 244, 245, 250, 259, 271, 295, 296, *32*, *48*.
Chapman, 239, 246, 282.
Clapp, 258.
Daget, 177, 206, 209, 220, 226, 227, 258, 267, 269, 271, 273, 274, 275, 276, 278, 291, 293, 294, 296, 301, 307, *13*, *14*, *19*, *38*, *39*, *40*, *53*.
Daget et d'Aubenton, 188, 189, 192, 195, 196, 197, 199, 201, 202, 203, 205, 206, 209, 211, 213, 214, 215, 219, 221, 222, 227, 229, 230, 239, 245, 247, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 266, 267, 292, 293, 294, 295, 297, 300, 308, — *5*, *6*, *7*, *10*, *12*, *13*, *17*, *18*, *21*, *34*, *37*.
David, 274.
Day, 307.
De Beer, 174, 188, 190, 193, 194, 196, 198, 199, 200, 204, 205, 206, 210, 212, 213, 215, 220, 224, 225, 227, 230, 232, 233, 238, 239, 240, 243, 245, 246, 247, 249, 250, 251, 252, 293, 298, 300, 303, 304, 305, 306, — *3*, *9*, *10*, *11*, *18*.
Devillers, 240, 248, 256, 260, 262, 263, 265, 266, 267, 268, 271, 273, 274, 279, 299, 300, 307, 308, *35*, *53*.
Edgeworth, 230.
Fiebiger, 275, *43*.
Florkin, 182.
Fürbringer, 175.
Gaupp, 190.
Goodrich, 174, — *15*, *16*.
Greenwood, 267, 307, *37*.
Greenwood et Thomson, 252.
Haines, 299, 300.
Hammarbergh, 188, 196, 205.
Harrington, 237.
Henschel, 285.
Hoedeman, 245, 252, 305, *53*.
Holmgren, 164, 170, 172, 188, 189, 192, 195, 196, 212, 213, 215, 227, 228,

Source : MNHN, Paris

Holmgren et Stensiö, 295.
Hora et Law, 286.
Hubendick, 179, 188, 205, 206, 208, 211, 227, 232, 248, — *6*.
Jarvik, 170, 264, 307.
Kindred, 195, 196, 202, 205, 206, 209, 211, 213, 216, 223, 227, 229, 230, 232, 240, 245, 249, 265, 267, 269, 274, 293, 298, 300, 308, — *20*.
Lasdin, 195, 206, 213, 239, 246, 249, 305.
Le Danois, 250.
Lehman, 225, *42*.
Lekander, 249, 257, 258, 262, 265, 266, 267, 268, 271, 273, 274, 275, 279, 283, — *35*.
Lloyd, 240.
Mackintosch, 206, 230, 232.
Matsubara, 306.
Misra et Sathyanesan, 308.
Monod, 222, 250, 276, 278, 281, 293, 303, *29*, *41*.
Nawar, 247, 251, 296, 303, — *51*.
Nielsen, 235.
Norman, 193, 194, 197, 202, 206, 207, 209, 212, 213, 220, 224, 227, 229, 232, 233, 282, *8*, *13*.
Nybelin, 296.
Olsson, 308.
Omarkhan, 211, 213, 215, 216, 257.
Parr, 245, 297.
Pehrson, 211, 260, 267, 271, 279.
Pellegrin, 303, — *52*.
Piveteau, 217.
Ramaswami, 266, 269.
Rayner, 252.
Regan, 281, 282, 302, — *43*, *51*.
Ridewood, 222, 243, 253, 274, 293, 297, 298, 304, 306.
Ryder, 233.
Sagemehl, 233.
Smith, 286.
Srinivasachar, 206, 223, 232, 233, 297.
Starks, 237, 239, 243, 249, 304, *26*.
Stensiö, 174.
Stohr, 188.
Svetovidov, 254.
Swinnerton, 188, 189, 194, 200, 206, 211, 224, 226, 227, 232, 233, 237, 239, 245, 247, 254, 273, 291, 293, 300, 307, 308.
Tatarko, 311.
Tchernavin, 178, 207, 220, 229, 232, 233, 238, 239, 241, 255, 284, 288, 290, 292, 295, 296, 298, 303, 304, 308, *44*, *45*, *46*.
Thys van den Audenaerde, 227, 250, 251, 254, 272, 294, 297, *33*.
Tomes, 278.
Torlitz, 245.
Tretyakov, 258.
Trewavas, 229, 241, 255, 297, 307.
Uhlmann, 206, 207, 210, 213, 232, 247, 249, 251, 267, 293, 297, 300, 304, 305.
Walther, 225.
Weitzman, 244, 251, 271, 283, 302, — *29*, *31*, *39*, *12*, *49*.
Wells, 223, 225, 230.
Wijhe van, 174.
Williams, 208.
Wilcox, 176.
Willem, 285, 286.
Wohlfahrt, 259, 268.
Woskoboinikoff, 285.
Zander, 301.

Source : MNHN, Paris

INDEX DES MATIÈRES

Acrodonte (percée dentaire), 278.
Adénosinetriphosphorique (acide), 182.
Adnasal, 283, — *36, 38, 42.*
Angulaire, 257, 263, 275, 279, 282, 283, 284, 299, 300, — *40, 42, 43, 50.*
Angulo-splénial, 275.
Antorbitaire, 264, 268, 269, 270, 271, — *36.*
Aorte dorsale, 192, 253, — *7.*
Aorte latéro-dorsale, 192.
Aorte ventrale, 192, — *7.*
Apariétal (prâne), 273, 279.
Apohyal, 295.
Apolamelle, 293, 297, 304.
Apophyse basiptérygoïde (du neurocrâne), 189, 225, 306.
— (du parasphénoïde), 307.
— entethmoïde, 195.
— ethmopalatine, 225, — *20, 21.*
— operculaire, 227, 228, 229, 285, 296, — *21.*
— pharyngienne, 253, 304.
— postorbitaire, 202, 205, 235, 246, 269.
— postpalatine, 211.
— préarticulaire, 300.
— préorbitaire, 240.
— prootique, 211, 226.
— ptérygoïde, 194, 195, 224, 226, 306, — *9.*
— retroarticulaire, 299, 300.
— rostropalatine, 225, — *20, 21.*
Appareil jugostégal, 297.
Arcs aortiques embryonnaires, 192, — *7.*
Arc branchial, 167, 175, 176, 177, 179, 180, 218 à 223, 226, 227, 228, 233, 285, 286, 290 à 293, 297, 300, 301, 303, 304, 311, 313, — *1, 18, 19, 44, 46, 47, 51.*
Arc hyoïde (ou hyoïdien), 167, 170, 170, 212, 217, 218, 225, 226 à 231, 284, 285, 287, 292, 296, 297, 304, 306, — *20, 22, 48, 49.*
— mandibulaire, 167, 170, 176, 189, 217, 218, 223 à 226, 230, 231, 298 à 300, 304, 306, 312, — *20, 49.*
— occipital, 188, 204, 216, 255, — *11.*
— prémandibulaire, 170, 174, 217, 218, 223 à 226, 231, 304, 312.
Arcs prootiques, 170.
Arc viscéral, 166, 167, 168, 170, 172, 176, 178, 218, 231, 284, 300, 301, 304, 312.
Artère afférente pseudobranchiale, 213, 249, — *7.*
— cérébrale, 193, *8.*
— efférente hyoïdienne, 295.
— efférente pseudobranchiale, 188, 192, 193, 308, — *7, 8, 15, 53.*
— ophtalmique, 192, 193, *7, 8, 15.*
— optique, *15.*
— orbitaire, 211, 213, 247, — *15.*
— orbitonasale, 196, 198, *9, 10, 15.*
Articulation palato-basale, 225, 307.
— par chevauchement latéral, 275.
Asteriscus, 199, 253.
Atria sinus imparis, 204, 253.
Autarticulaire, 283, 298, 299, 300.

Source : MNHN, Paris

Antopalatin, 298, 306, — *49*.
Antoptérotique, 246 à 253, 265, 271, — *24*.
Autosphénotique, 246 à 249, 252, 269, 271, — *24*, *32*.
Azygoste, 271.

Barre trabéculaire, 187, 188, 189, 192, 193, 194, 208, 209, 210, 212, 213, 214, 217, 226, — *6*, *13*, *17*.
Basibranchial, 218, 220, 222, 227, 231, 291, 292, 293, 301, 303.
— (second), 168, 170.
Basihyal, 227, 289, 292, 295, 296, 297, 303, — *18*, *44*, *45*, *46*, *48*.
Basimandibulaire, 296.
Basioccipital, 247, 249, 251, 252, 253, 254, 304, — *24*, *28*, *29*, *31*, *32*, *33*.
Basisphénoïde, 242, 244, 245, 246, 247, 248, 314, — *24*, *28*, *29*, *30*.
Bélophragme, 244, 245.
Blastème, 164, 170, 175, 179, 181, 188, 195, 196, 199, 211, 212, 219, 223, 226, 227, 228, 231, 233, 260, 262, 263, 264, 271, 279, 300, 310, 311, 312, 313, — *35*.
— juxta-épithélial, 260, 267, 274, 313.
Branchiomérie, 172, 176.
Branchiospines, 301.

Canal antérieur, 199, 204, 246, 247.
— horizontal (ou latéral), 199, 201, 202, 247, 249.
— infraorbitaire, 257, 258, 259, 260, 268, 269, 271, 272, — *34*.
— jugulaire, 247, 248, 249.
— mandibulaire, 257, 263, 275, 284.
— préoperculaire, 257, 271.
— préoperculo-mandibulaire, 256, 258, 260, 262, 269, — *34*.
— postérieur, 199, 250.
— sensoriel, 184, 235, 239, 255, 256, 258, 262, 264, 265, 266, 273, 274, 278, 279, — *34*, *37*.
— spiraculaire, 202.
— supraorbitaire, 240, 257, 258, 259, 260, 262, 265, 267, 268, 269, 272, — *34*.
Canaux de Havers, 182.
— semi-circulaires, 199, 201, 203.
— verticaux, 201.
Capsule nasale, 195, 196, 199, 204, 310.
— optique, 175, 187, 199 à 206, 208, 215, 218, 226, 228, 242, 246, 247, 249, 250, 251, 252, — *11*, *12*, *16*, *17*.
Carotide, 245, 308.
— interne, 188 à 194, 247, — *7*, *8*, *15*.
Carré (ou quadratum), 273, 283, 288, 293, 294, 298, — *40*, *49*.
Cartilage ethmoïdien, 237, 238, 240, 282, 305.
— hyalin, 178, 179, 180, 233, 290, — *17*.
— labial antéro-supérieur, 232.
— labial inférieur, 233.
— labial postéro-supérieur, 233.
— operculaire, 229.
— otique, 200, 211.
— otique antérieur, 199, 200, 211, 226, — *11*.
— otique postérieur, 199, 200.
— polaire, 173, 187, 188, 189, 192, 194, 225, — *5*, *20*.
— postorbitaire, 204, 205, 206.
— préorbitaire, 196, 204, 206.
— pseudobranchial, 233.
— rostral, 232.
— sclérotique, 233.
— subcopulaire, 233.
— submaxillaire, 233, — *23*.

Source : MNHN, Paris

Cartilage subprémaxillaire, 232.
— supraoccipital, 216.
— supraorbitaire, 204, 205, — *17*.
— suspenseur, 233.
— symplectique, 230, 231.
— à stroma capsulaire, 178.
— de Meckel, 223, 226, 230, 233, 275, 281, 283, 298, 299, 300, — *18*, *20*, *21*, *50*.
Cavité médullaire, 290, — *47*.
— trigémino-faciale, 212.
Cavum cranii, 195, 202, 209, 217, 242, 244, 245, 246, *14*.
— *orbitonasale*, 198, 210, 217, *29*.
Centre de chondrification, 186, 188, 196, 204, 205, 217, 219, 221, 230, 233, 236, 293, 310.
— d'ossification, 182, 184, 185, 186, 234, 235, 236, 237, 244, 247, 252, 255, 263, 290 à 295, 298, 307, 310, 312, — *24*.
Cératobranchial, 218, 219, 220, 221, 222, 285, 291, 292, 293, 301, 302, 303, — *19*, *21*.
Cératohyal, 226, 227, 285, 286, 287, 290, 292, 294, 295, 296, 297, — *18*, *21*, *22*, *40*, *41*, *45*, *46*, *48*, *49*.
Cératomandibulaire, 223, 226.
Chambre trigémino-faciale, 211, 213, 214, 217, 247, 248, 306, *17*.
Champ mésobranchial, 167.
Chondroblastes, 178, 179.
Chondrocytes, 178, 179, 180, 183.
Chondroïtine sulfurique (acide), 178.
Chondrolyse, 180.
Chondromucoïde, 178, 179.
Clithrum, 284.
Commissure basicapsulaire antérieure, 199, 200, 203, — *11*, *12*.
— — postérieure, 200, 203, — *11*, *12*.
— basivestibulaire, 199, 200, 203, — *11*.
— ethmoïdienne, 239, 258, 259, 260, 268.
— latérale, 211, 212, 213, 214, 228, 230, 245, 246, 247, 306, 307, — *15*, *16*, *17*, *21*, *22*.
— palatine, 196.
— préfaciale, 211, 213, 247.
— prépalatine, 212.
— sphénethmoïdienne, 196, 198, 205, — *9*.
— sphénoseptale, 196, 198, 205, 206, *9*.
— supratemporale, 258, 259, 260, 268, 271, 272, 273, — *31*, *37*.
Communication hypophyso-hypophysaire, 308.
Compartiment dorsal, 209, 214, — *16*.
— ventral, 209, 214, *16*.
Complexe propitoïdal, 242, 245.
Copula communis, 221, 227, 233, 292, 295.
Coupole, 218, 220, 221, 222, 286, 289, 292, 295, 297.
— antérieure, 219, 220, 221, 222, 227, 291, 292, 303, *1*, *18*, *19*.
— postérieure, 219, 220, 221, 222, 291, 292, 293, — *1*, *18*, *19*.
Corde, 165, 166, 169, 171, 174, 187, 188, 189, 190, 252, 289, — *2*.
Corde-mésoblaste, 165, 169.
Cornes préethmoïdiennes, 194, 195, 226, 233, 237.
— trabéculaires, 194.
Cornoïdes, 304, 308.
Cornuneckelien, 299, 300, *50*.
Côtes céphaliques occipitales, 254, — *33*.
Crêtes neurales, 165, 167, 168, 169, 172, 173, *3*.
Crête pseudomédiane, 240.
Crista medii, 255.
— *parotica*, 202.

Source : MNHN, Paris

Délamination (de l'ectomésenchyme), 170, 263, 301, 311.
Dentaire, 257, 263, 275, 276, 279, 281, 284, 298, 299, — *1, 40, 41, 42, 43, 50.*
Denticulaires, 283.
Dento-spléniat, 275.
Dents, 275, 276, 277, 278, 279, 281, 282, 300, 302, 303, 306, 307, 308, 310, 312.
fonctionnelles, 278, 303, — *41.*
incluses, *41.*
pharyngiennes, 303, 304.
vomériennes, 304.
Dermarticulaire, 283.
Dermentoglossum (ou supralingual), 303.
Dermométaptérygoïde, 308.
Dermopalatin, 304, 306.
Dermoptérotique, 249, 255, 265, 271, 272, 273, 274, 279, — *36, 37, 38, 39.*
Dermosphénotique, 246, 268, 269, 270, 271, 274, — *36, 37, 38.*
Dermosupraoccipital, 255.
Deutoplasme, 165, 168, — *2.*
Diarthrose, 276.
Ductus pneumaticus, 203, — *12.*
Dure-mère, 166, 169, 212, 213, 214, 215, 216, 245, 247.

Ectoblaste, 165, 169, 170, — *2.*
Ectomésenchyme, 167, 168, 169, 170, 189, 263, 300, 301, 311.
Ectoptérygoïde, 304, 308, *19.*
Endomésenchyme, 166.
Entoblaste, 165, 166, 168, 169, 172, *2.*
Entoptérygoïde, 304, 307, 308, — *49.*
Épiblaste, 165, 166, 167, 168, 169, — *2.*
Épibranchial, 218, 219, 220, 221, 222, 229, 285, 291, 292, 293, 301, 303, — *18, 19, 21.*
accessoire, 220, 222, 291.
Épihyal, 226, 227, 228, 230, 231, 295, — *21, 22, 28, 29, 31.*
Épimandibulaire, 223, 224, 225, 231, — *21.*
Épiotique, 246, 250, 251, 252, 255, — *24, 28, 29, 32, 33.*
Épiphyse, 165, 204.
Épiprémandibulaire, 223, 224, 225, 231, — *21.*
Espaces extracraniens, 216.
extramuraux, 217.
intramuraux, 216.
périlymphatiques, 203, 204, 253.
Espace subpituitaire, 213, 217.
Ethmoïde latéral, 240, 242, 281, — *24, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 37.*
médian, 237, 240, 267, 268, 281, — *27, 28, 29, 31, 33, 37, 39.*
Extrascapulaire, 255, 268, 271, 272, 273, 274, *36, 37, 38, 39.*
latéral, 271, 273, — *39.*
médian, 271, 272, 273, — *39.*

Fenêtre basicapsulaire, 200, 203.
— — antérieure (ou vraie), 200, 203, — *11.*
— postérieure, 200, — *11.*
basicraniale, 190, 252.
hypophysaire, 189, 190, 192, 193, 194, 214, 245, — *6, 7, 8.*
optique, 242, — *28, 29.*
pituitaire, 245, 247, 248.
ptérygoïdienne, 226.
sphénoïdienne, 208, 209, 210, 211.
supracapsulaire, 201, 203, — *12, 13.*
Fente branchiale, 166, 177, 178, 231, 296, — *4.*
operculaire, 296.
viscérale, 166.

Source : MNHN, Paris

Feuillets branchiaux, 231.
— embryonnaires, 165, 169, 170.
Fibres collagènes, 178, 179, 182, 277.
élastiques, 178.
latérales, 174, 175.
préganglionnaires, 173, 174, - *3*.
postganglionnaires, 173, - *3*.
— de Sharpey, 277.
Fibrocytes, 178, 179, 181.
Fissure métotique, 200, 204, 215, *11*, *17*.
orbitonasale, 196, 198, 217.
Fontanelle, 204, 207, 208, 216, 267, - *13*, *37*.
— dorsale postérieure, 235.
préoptique, 209, *13*.
prépinéale, 205, 206.
postpinéale, 205, 206, 207, 208.
supracraniale, 205, 206, 235.
de résorption, 217, *13*.
Foramen acusticum, 203.
— *glossopharyngeum*, 206, *17*.
magnum, 251, 252, 254, 255.
metoticum, 200.
olfactorium advehens, 198, 199, *11*, *25*.
— — *evehens*, 196, 198, 199, 208, 242.
opticum, 208, 211, 242, 307.
— *palatinum*, 212.
prooticum, 211.
— *vagum*, 200, 253.
Fosse hypophysaire, 213.
de Bridge, 201.
Fossettes sensorielles, 256, 263.
Frontal, 208, 240, 242, 246, 260, 262, 263, 264, 265, 267, 268, 271, 272, 273, 283, 307, 313, — *25*, *26*, *28*, *29*, *31*, *32*, *33*, *35*, *36*, *37*, *38*, *39*.

Gaines de Schwann, 168, 169.
Ganglion, 169, 173, 175, 213, 247.
additif, 168.
— ciliaire, 173.
facial (ou géniculé), 173, 212, 247, 270.
— ophtalmique, 173.
— spinal (ou rachidien), 172, *3*.
sympathique, *3*.
— trigéminé (ou de Gasser), 173, 212, 247.
Ganglions autonomes, 168, 173, 174.
craniens, 168, 169.
Glossobyal, 292, 296, 303.

Hétérochronies, 219, 312, 313.
Hyomandibulaire, 181, 202, 230, 233, 246, 249, 273, 281, 285, 293, 294, 296, 297, 298, 299, 311, - *1*, *20*, *49*.
Hyosymplectique, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 293, — *18*, *20*.
Hyperelithrum, 249, 250, 251, 284.
Hypobranchial, 218, 219, 220, 221, 222, 227, 231, 291, 292, 301, - *19*.
Hypoethmoïde, 237, 238, 239, 240, 241, *25*, *26*, *27*.
Hypohyal, 221, 227, 294, 295, *18*, *19*.
Hypomandibulaire, 226.
Hypophyse, 168, 169, 245.

Source : MNHN, Paris

Illicium, 283.
Infraorbitaires, 262, 283, — *35*, *36*.
Infrapharyngien, 170, 212, 304.
Infrapharyngobranchial, 218, 221, 231.
Infrapharyngohyal, 228.
Infrapharyngomandibulaire, 189, 225, 307.
Infrapharyngoprémandibulaire, 196, 225.
Infundibulum, 165, 166, 168.
Intercalaire, 246, 251, 252, 253, 293, 314, — *24*, *31*, *32*, *33*.
Interhyal, 226.
Interopercule, 285, 296, 297, 311, — *44*, *49*.
Intussusception, 180, 236.

Labyrinthe (membraneux), 199, 202, 203, 204, 217, 246, 252.
Lagena, 199.
Lame basiotique, 187, 188, 189, 199, 200, 211, — *5*.
— latérale, 171, 172, 176.
— orbitonasale, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 209, 210, 212, 225, 240, 312, 313, — *9*, *10*, *20*, *21*.
Lamina precerebralis, 195, *10*.
Lapillus, 199.
Latérohyal, 228, 229, 231, *21*, *22*.
Latéropariétal (crâne), 273, 279, *39*.
Liaison ethmopalatine, 226.
— méthyostylique, 230, 299.
— rostropalatine, 226.
Ligament mandibulo-hyoïdien, 299.
Lignes de fossettes, 240, 258, 259, 260, 268, 272.
Lobes olfactifs, 165, 169, — *14*.

Mâchoires, 167, 170, 218, 226, 232, 233, 281, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 290, 303, 304, 310, 312, 313, — *36*, *40*, *42*, *43*.
Mâchoire inférieure, 260, 273, 275, 276, 281, 283, 285, 288, 298, 299, 308, — *44*, *46*, *50*.
— supérieure, 281, 298.
macula lagenae, 199.
— *utriculi*, 199.
sacculi, 199.
Maxillaire, 233, 275, 279, 280, 281, 282, 283, — *1*, *23*, *42*, *43*, *44*, *46*.
Médiopariétal (crâne), 272, 273, 279.
Membrane branchiostège, 284, 285, 296.
Membranodermique, 184, 185, 240, 249, 260 à 271, 273, 274, 275, 278, 279, 283, 312, 313, — *35*, *36*.
Méningoste , 245, 247, — *30*.
Mentomeckelien (ou mentomandibulaire), 298.
Mésenchyme, 166, 168, 169, 173, 175, 178, 179, 180, 181, 196, 264, 279.
Mésethmoïde, 237.
Mésoblaste, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, — *2*.
Mésomésenchyme, 166, 169, 170, 173, 174, 187, 189, 253.
Métamérie, 172, 173, 177, 186.
Métaplasie chondro-osseuse, 180.
Métaptérygoïde, 293, 294, 298, 304, 308, — *49*.
Méthyostylie, 226, 285, 299.
Mormyromastes, 310.
Muscle adducteur de l'hyomandibulaire, 182.
— de la mandibule, 275, 288, 300, — *40*.
constricteur dorsal (de l'arc mandibulaire), 246.
dilatateur de l'opercule, 229.
droit externe, 173, 188, 213, 214, 215, *16*.

Source : MNHN, Paris

Muscle droit inférieur, 173, — *16*.
interne, 173, 214, 215, *16*.
— supérieur, 173, — *16*.
élévateur du palato-carré, 285.
oblique inférieur (ou petit oblique), 173, 195, 209, — *9*, *14*.
— supérieur (ou grand oblique), 173, 195, 209, — *9*, *14*.
sterno-hyoïdien, 297.
Muscles droits, 193, 194, 210, 213, 215.
— génio-hyoïdiens, 288.
— hypobranchiaux, 166, 169, 175, 176, 297.
— lisses (ou viscéraux), 167, 169, 172, 174, *3*.
— obliques, 196, 198, 209, 210, — *10*.
oculaires (ou oculomoteurs), 166, 169, 172, 173, 175, 217, 245, 310.
— striés, 166, 167, 171, 172, 173, 174. — *3*.
Myoblastes, 173, 174.
Myodomes, 310.
Myodome antérieur, 209, 210, 217, *11*.
— postérieur, 213, 214, 215, 217, 235, 244, 245, 247, 248, 252, 306, 307, *16*, *31*.
Myotome, 173, 175, 285, 286.

Nasal, 240, 262, 265, 266, 267, 269, 283, — *36*, *37*, *38*, *42*.
Néocrâne, 175, — *4*.
Néoplasie chondro-osseuse, 180.
Nerf abducens, 173, 175, 247.
— acoustique, 202.
— facial, 173, 174, 175, 187, 199, 208, 210, 211, 213, 229, 247, 258, 271, *15*, *34*.
— glossopharyngien, 175, 179, 187, 199, 200, 203, 204, 251, 253, 259, 271, — *31*.
— latéral postérieur, 175.
mixte, 165, 168, 172, 173, 174, 175, 176.
— occipital, 175, 176, 177, 253, 254.
oculomoteur, 173, 175, 210, 211, 247.
— olfactif, 165, 196, 198, 199, 208, 209, *9*, *10*, *14*, *27*, *29*.
ophtalmique, 196.
— profond, 173, 176.
— superficiel, 211, — *27*.
optique, 165, 210, 211, 242.
palatin, 247.
pathétique (ou trochléaire), 173, 175, 210, 211, 243, 247.
— profond, 173, 174, 175.
spinal, 172, 254, *3*.
— trijumeau, 173, 174, 175, 176, 210, 211, 213, 247, — *15*.
vague, 174, 175, 177, 187, 200, 204, 215, 251, 252, 253, 259, 271, — *34*.
Nerfs craniens, 165, 175, 208, 210, 216.
— segmentaires, 173, 174, 175, *3*, *1*.
Neuroblaste, 165, 169, — *2*.
Neurodermique, 184, 185, 240, 249, 260 à 269, 271, 272, 273, 274, 275, 278, 312, 313, — *35*, *36*.
Neuromaste, 169, 174, 202, 203, 234, 235, 240, 255 à 266, 268, 269, 270, 271, 273, 274, 275, 278, 279, 310, 313, *34*, *35*.

Occipital latéral, 247, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, — *24*, *28*, *29*, *31*, *32*, *33*.
Opercule, 181, 229, 274, 285, 296, 297, 311, — *14*, *49*.
Opisthotique, 251, 252.
Orbitosphénoïde, 242, 243, 244, 245, — *24*, *28*, *29*, *31*.
Organes olfactifs, 168, 194, 195, — *10*.
sensoriels, 168, 256, 258, 262, 263, 265, 266, 268, 310.

Source : MNHN, Paris

Organes stato-acoustiques, 168, 199, 310.
— suprabranchiaux, 222.
Os anamestique (ou de remplissage), 185, 283, 284, 312.
— dermique, 182, 183, 184, 240, 242, 246, 249, 251, 255, 256, 269, 272, 277, 283, 299, 300, — *42*, *43*.
— à canal, 169, 184, 185, 239, 240, 249, 258, 260, 262, 263, 265, 268 à 273, 275, 278, 279, 280, 283, 310, 312, 313.
de cartilage, 183, 184, 185, 237, 293, 312.
— de membrane, 183, 184, 185, 234, 240, 245, 246, 252, 255, 262, 279, 284, 296, 298, 306.
— de membrane pur, 184, 185, 240, 251, 256, 264, 267, 273, 274, 275, 278, 283, 284, 296, *36*.
Osséine, 181, 182.
Osselets de Weber, 204, 253.
Ossification achondrale, 181, 183, 234.
dermique, 170, 237, 308, 312.
— enchondrale, 183, 186, 193, 241, 268.
intramembraneuse (ou de membrane), 184, 193, 208, 237, 239, 242, 245, 246, 298, 300, 304.
parachondrale, 183, 186, 234.
périchondrale, 183, 186, 193, 234, 239, 242, 246, 251, 252, 269, 271, 290, 293, 298, 300, 304, 305.
— périostique, 182, 236.
— de cartilage, 183, 184, 208, 237, 241, 246, 251, 252, 298.
Ostéoblastes, 169, 178, 180, 181, 182, 260, 263, 269, 274, 279, 304.
Ostéocytes, 181, 182.
Ostéogenèse, 182, 183, 236, 256, 263, 264, 292.
Otolithes, 199.

Palatin, 306.
Palato-carré, 194, 195, 196, 223, 224, 225, 226, 230, 231, 233, 281, 285, 298, 299, 306, 308, — *18*, *23*.
Paléocrâne, 175, 177, 186, 215, 235, — *4*.
Paracordal, 187, 188, 189, 215, 252, — *5*.
Parahyoïde, 297, — *46*.
Parasphénoïde, 194, 208, 215, 242, 243, 245, 246, 247, 293, 304 à 307, — *7*, *28*, *29*, *30*, *31*, *32*, *33*, *53*.
Parethmoïde, 237, 240, 241, 243, — *27*.
Pariétal, 255, 267, 268, 272, 273, 274, 278, 279, — *28*, *29*, *33*, *37*, *39*.
Pars ganglionaris, 212, 213.
— *secundaria*, 247.
— *jugularis*, 212, 217, 247.
— *palatina*, 223, 224, 225, — *20*.
— *quadrata*, 223, 224, 225, 226, 230, 231, — *20*.
— *symplectica*, 230.
Pédicules somitiques, 171, 177.
Périchondre (ou périchondrium), 178, 179, 180, 183, 204, 238, 241, 251, 298.
Périoste, 178, 180, 238, 311.
Pharyngien, 303, 304, — *52*.
— inférieur, 253, 303, 304, — *52*.
supérieur, 303, 304, — *52*.
Pharyngobranchial, 218 à 223, 291, 292, 293, 301, 302, 303, — *18*, *19*.
Pie-mère, 168, 169.
Pila antotica secundaria, 211.
— — vraie, 211.
— *lateralis*, 210, 211, 242.
— *occipitalis*, 200, 215, 253, — *17*.
Placodes, 168, 169.
Planum antorbitale, 194, 196, 197, 198, 199.

Source : MNHN, Paris

Plaque arcuale, 306, 312.
basale, 189, 213, 215, 252, — *6*.
ethmoïdienne, 190, 194, 195, 196, 198, 209, 225, 232, 233, 237, 304, — *6*, *9*, *23*.
gulaire, 296.
pharyngienne, 301, 302, 303, 304, — *51*.
paracordale, 187, 188, 189, — *5*.
— précordale, 165, 166.
Plaques supracopulaires, 303.
Platytrabique (crâne), 191, 193, 195, 199, 208, 209, 210, 213, 242, — *6*.
Platytrabisme, 191, 215, 217, 310.
Pleurodonte (percée dentaire), 278.
Pleurosphénoïde, 242, 243, 244, 271, — *24*, *29*, *31*, *32*, *33*.
Pont épiphysaire, 205, 206, 208, 267, — *13*.
— paraphysaire, 196, 205.
prootique, 190, 215, 247, — *16*.
— propituitaire pleurosphénoïdien, 244.
Pontinal, 284.
Pore (sensoriel), 256, 257, 258, — *34*.
Postorbitaire, 268, 274, 281, — *36*.
Posttemporal, 249, 250, 272, 286, — *37*, *39*.
Préethmoïde, 237, 241.
Préfrontal, 237, 240, 241, 251, — *27*, *37*.
Prémaxillaire, 232, 275, 279, 280, 281, 282, 283, 305, — *1*, *23*, *27*, *42*, *43*, *44*, *46*.
Préopercule, 257, 260, 264, 273, 274, 275, 281, 283, 293, — *36*, *42*, *44*, *49*.
Prépharyngobranchial, 222.
Prémovers latéraux, 305, — *53*.
Processus ascendens, 306.
anterior, 306.
posterior, 306, 307.
basalis, 225, — *20*, *21*.
metapterygoideus, 225, — *20*, *21*.
oticus externus, 226, 231.
— *internus*, 225.
symplecticus, 226, 230.
Prootique, 245, 246, 247, 248, 249, 251, 252, 293, 307, — *24*, *28*, *29*, *30*, *31*, *32*, *33*
Pseudatlas, 253.
Pseudobranchie, 192.
Pseudocartilage, 179, 233.
Pseudocommissure supraorbitaire, 258, — *37*.
Ptérosphénoïde, 242.
Ptérotique, 249, 268, 269, 270, 271, 279, — *28*, *29*, *31*, *32*, *33*.
Ptérygoïde, 308.
Ptérygosphénoïde, 242.

Quadrato-jugal, 283.

Racine dorsale, 172, 173, 175, 176, 177, — *3*.
— préoptique, 198, 199, 208, 209, 210, 242.
— ventrale, 172, 173, 175, 176, 177, 253, — *3*.
Rameau métatrématique, 177.
— protrématique, 177.
Ramus buccalis, 258, 259, 260, 270, — *15*, *34*.
hyoideus, 293.
mandibularis, 293, — *34*.
— *externus*, 260.
— *ophthalmicus*, 198, 199, 243, — *9*, *10*, *15*.
— *superficialis*, 258, — *27*, *34*.
oticus facialis, 202, 248, 258, 259, 270, 271.

Source : MNHN, Paris

Ramus palatinus, 211, — *15*.
— *supratemporalis*, 203, 259, 271, — *12*.
Rayons branchiaux, 223, 231, 300.
— branchiostèges, 285, 296, 297, 311, — *44*, *48*, *49*.
— hyoïdiens, 228, 229, 231.
— mandibulaires, 226.
Régression (de l'ossification), 180, 182, 185, 234, 235, 241, 246, 267, 299, 312.
Rétroarticulaire, 283, 299, — *40*, *42*, *43*, *50*.
Rhinosphénoïde, 243, 244, — *29*.
Rostral, 268, 279.
Rostre, 194, 197, 217, — *13*.

Sacculus, 188, 199, — *31*.
Sacs olfactifs, 169, 194, 195, 196, 198, 199, 310.
— pharyngiens, 222.
Sagitta, 199, — *31*.
Scléromyotome, 173.
Sclérotome, 173, 174, 175.
Segment hyoïdien, 176, — *4*.
— mandibulaire, 176, — *4*.
— prémandibulaire, 172, 176, — *4*.
Segments métotiques, 176, 177, — *4*.
— prootiques, 173, 177, — *4*.
— occipitaux, 175, 176, 177, — *4*.
Septe cérébral, 247.
— internasal, 194, 195, 196, 197, 198, 209, 210, 232, 237, 238, 239, 312, 313, — *9*, *10*, *13*, *14*.
— interorbitaire, 209, 242, 244, — *14*.
— pseudomésal, 271.
Sillon occipital, 235.
Sinus impar, 253.
Socle dentaire, 277, 278, — *41*.
Solum nasi, 196, — *14*.
Somite, 166, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, — *2*, *3*, *4*.
— hyoïdien, 166, 173, 187.
— mandibulaire, 166, 173, 188.
— occipital, 175.
— prémandibulaire, 166, 172, 173, 189.
— premier branchial, 174, 187.
— second branchial, 174, 187.
Sphénotique, 269, 283, 307, — *28*, *29*, *31*, *33*, *36*, *38*, *42*.
Spiculaire, 293.
Spiraculum, 178.
Spléniaux, 263, 275.
Stylohyal, 226, 227, 230, 231, 233, 285, 294, 296, — *21*, *22*, *48*, *49*.
Subcopulaire, 297.
Subopercule, 285, 296, 297, 311, — *44*, *49*.
Suborbitaire, 257, 268.
Subprémaxillaire, 281, — *13*.
Supraangulaire, 282, 312.
Supraethmoïde, 237, 238, 239, 240, 241, 251, 264, 267, 268, — *24*, *25*, *26*, *27*, *37*.
Supralingual, 303.
Supramaxillaire, 281, 312, — *42*.
Supraoccipital, 250, 252, 255, 271, 272, — *24*, *28*, *29*, *31*, *32*, *33*, *37*, *39*.
Supraorbitaire, 283, — *29*, *36*, *38*, *42*.
Suprapharyngien, 170, 212.
Suprapharyngobranchial, 218, 222, 231, 293.
Suprapharyngohyal, 228, 307.

Source : MNHN, Paris

Suprapharyngomandibulaire, 225.
Suprapharyngoprémandibulaire, 196, 225.
Suprapréopercule, 274, *42*.
Suspensorium, 276, 281, 297, — *42*, *44*, *46*.
Symphyse, 260, 276, 281.
Symplectique, 230, 233, 273, 293, 294, — *49*.
Synarthrose, 275, 303.
Syndesmose, 276.
Synostose, 276.
Système autonome, 172, — *3*.
— latéral, 169, 174, 204, 256, 310.
— orthosympathique, 172, — *3*.
— parasympathique, 173.

Taenia marginalis, 194, 196, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 217, 242, 260, 267, — *9*, *13*, *14*, *15*.
— — *anterior*, 205, 206, 207, — *13*.
— — *posterior*, 205, 206, 211, — *13*.
— *tecti medialis*, 205, 208, 255.
— — — *anterior*, 205, 206, — *13*.
— — — *posterior*, 205, 206, — *13*.
Tectum cranii, 208.
— *posterius*, 215, 216, 255, — *13*.
— *synoticum*, 203, 205, 206, 215, 255, — *13*.
— *transversum*, 205.
Tissu cartilagineux, 170, 178, 179, 183.
— conjonctif, 166, 169, 178, 179, 181, 183, 223, 232, 233, 234, 251, 260, 262, 265, 294, 306.
— fibreux, 178, 245, 251, 275.
— mixte, 180.
— osseux, 178, 180, 181, 182, 183, 253, 290, 312.
— osseux vrai, 181, 182, 234, 290, 300, 312.
— ostéoïde, 181, 182, 234, 290, 300, 312, — *47*.
— tendineux, 226.
Trabecula communis, 190, 193, 194, 198, 209, — *6*, *8*, *9*, *15*, *16*.
Trabécule, 168, 187 à 195, 213, 225, 245, 306, — *5*, *20*, *21*.
Tropitrabique (crâne), 190, 191, 192, 195, 197, 199, 209, 213, — *6*.
Truncus hyoideomandibularis, 211, 213, 227, 228, 229, 230, 247, 249, 260, 293, — *15*, *17*, *22*.

Urohyal, 297.
Utriculus, 199, 247.

Valvule du cervelet, 166, 310.
Veine céphalique, 215, 247.
— jugulaire, 211, 212, 213, 227, 228, 247, 248, 249, — *15*, *16*, *22*.
— jugulaire interne, *15*, *16*.
— pituitaire, 215, — *15*, *16*.
Vésicule intracapsulaire, 203, — *12*.
— optique, 165, 168, 169.
— otique, 174, 199.
— prootique, 203, 204, 249.
— ptérotique, 250.
Vessie gazeuse, 203, 204, 249, 250, 254, — *12*.
Vomer, 196, 282, 304, 305, 306, 307, — *31*, *32*, *33*, *53*.

Source : MNHN, Paris

INDEX SYSTÉMATIQUE

Abramis, 267.
Acanthuroidei, 306.
Achirus, 244.
Acipenser, 222.
Acipenseridae, 230.
Albula conorhynchus, 298, 306.
Albulidae, 253, 281, 296, 306, 307.
Alburnus, 257, 267, 274.
Alepocephalus, 222.
Alestes, 276.
Alestes baremoze, 222, *29*.
Alestes leuciscus, *29*, *41*.
Ameiurus, 192, 195, 199, 265. — *10*.
Ameiurus nebulosus, 194, 202, 206, 209, 211, 213, 215, 223, 229, 230, 239, 240, 245, 249, 250, 253, 265, 267, 269, 274, — *20*.
Amia, 194, 203, 208.
Amia calva, 211, 237, 279, 300, 308.
Anabantidae, 222, 307.
Anguilla, 274, 312.
Anguilla anguilla, 290.
Anguilla vulgaris, 193, 194, 197, 202, 206, 207, 209, 212, 213, 220, 224, 227, 229, 232, 233, 245, 268, 282, — *8*, *13*.
Anguillidae, 234.
Anguilliformes, 194, 229, 241, 258, 259, 282, 294, 297, 305.
Arapaima, 297.
Argentina, 239, 246.
Aspidorhynchidae, 255.
Ateleopidae, 244, 245, 251.
Aulastomorpha, 240.
Bathylagus, 239.
Batrachoides didactylus, 250, 281.
Batrachoidoidei, 281.
Batrachus tau, 258.
Belone, *51*.
Belonidae, 237, 302.
Bhavania, 268.
Blenniidae, 234.
Blennioidei, 307.
Blennius, 259.
Boreosomus, 203.
Boreosomus gillioti, *42*.
Bothus, 257.
Brookvalia, 272.
Brycon meeki, 243, 251, 271, 301, — *29*, *31*, *39*, *42*, *49*.
Callichthys callichthys, 245, 252.
Callionymoidei, 281, 298, 306, 308.
Canobius, 280.
Canobius elegantulus, 279.
Canobius ramsayi, 279.
Carassius auratus, 290.
Catostomidae, 253.

Source : MNHN, Paris

Catostomus, 233.
Centrarchidae, 234.
Ceratiodei, 283.
Chaetobranchus flavescens, *52*.
Chanallabes, 274.
Chanoidei, 245.
Chanos, 243, 274, 283.
Characidae, 243, 251, 278, *29*.
Characininae, 244.
Characoidei, 220, 222, 223, 226, 227, 233, 234, 248, 251, 253, 258, 259, 267, 273, 274, 276, 283, 297, 309, 314.
Chauliodidae, 288
Chauliodus sloanei, 288, *46*.
Cheirolepis, 280.
Cichla, 303.
Cichla temensis, *52*.
Cichlasoma labridens, *52*.
Cichlidae, 303, 309, 310, *52*.
Citharidium, 220.
Citharidium ansorgii, 269, — *38*.
Citharinidae, 251, 269, 275, 278, 301, 314, — *40*.
Citharinus, 220, 233, 253, 255, 274.
Citharinus citharus, *23*.
Citharus linguatula, 295, 296, *18*.
Clarias, 265.
Clarias anguillaris, 251, *27*, *50*.
Clarias lazera, 247, 251, 296, 303, — *51*.
Clariallabes petricola, 267, — *37*.
Clariidae, 240, 255, 274.
Clupea finta, 304, 306.
Clupea harengus, 203, 204, 223, 225, 230, 304.
Clupea pilchardus, 259, 268.
Clupea squattus, 304.
Clupeidae, 234, 237, 239, 249, 250, 256, 259, 281, 283.
Clupeiformes, 191, 203, 293.
Clupeoidei, 308.
Cobitidae, 234, 253.
Cobitis, 249, 266, 267, 269, 271, 274, 275.
Cobitis taenia, 258, 262.
Conger, 256, 260.
Coregonus, 237, 242, 273, 274.
Coregonus cylindraceus, 238, — *25*.
Coregonus lavaretus, 206, 238, — *25*, *28*, *42*, *50*.
Cornuboniscus, 279.
Corydoras, 192, 258, 266, 267.
Cottidae, 234.
Cottus, 257, 274.
Crenicichla, 303.
Cromeria, 243, 275.
Cromeria nilotica, 222, 245, 258, 262, 264, 266, 267, 269, 273, 274, 283, 294, 297, 308, — *36*.
Cromeriidae, 252.
Ctenopoma kingsleyae, 255, 258, 267, 271, 273, — *39*.
Cyclopterus, 204, 257.
Cyclopterus lumpus, 206, 207, 208, 210, 213, 232, 247, 249, 251, 267, 293, 297, 300, 303, 304, 305.
Cyema, 297.
Cyema atrum, 229.
Cynoglossus, 244,

Source : MNHN, Paris

Cyprinidae, 234, 237, 249, 252, 257, 262, 263, 265, 266, 267, 268, 269, 271, 273, 274, 275, 297, 304, 312.
Cypriniformes, 191.
Cyprinodontiformes, 208.
Cyprinoidei, 233, 248, 253, 258, 259, 283.
Cyprinus carpio, 281, 310, *43.*
Dactylopteridae, 252, 307.
Dactylopterus, 246, 283.
Dactylopterus volitans, 255, 258, 267, 269, 271, 273, — *37.*
Distichodus, 275, 276, 278, 301.
Distichodus brevipinnis, 206, 220, 227, 269, 275, 276, 291, 293, 294, 296, — *13, 19, 38, 40.*
Echelidae, 297.
Elopidae, 239, 253, 259, 281, 283, 293, 296, 299, 307.
Elops, 305.
Elops saurus, 293, 308.
Engraulidae, 252.
Engraulis encrassichola, 222.
Esocidae, 234.
Esox, 172, 188, 102, 205, 239, 260, 281, 301.
Esox lucius, 188, 196, 205, 225, 237, 245, 267, 271.
Ethmalosa fimbriata, 222, 293.
Eupomotus gibbosus, *47.*
Eurypharynx, 178, 308.
Eusthenopteron, 170.
Exocoetidae, 302.
Exocoetus, 195, 206, 213, 239, 246, 249, 305, — *51.*
Exocoetus volitans, 258.
Gadidae, 277, 297.
Gadiformes, 251.
Gadus, 109, 312, — *10.*
Gadus callarias, 278.
Gadus aeglefinus, 278.
Gadus merlangus, 199, 206, 213, 224, 225, 230, 232, 233, 239, 240, 245, 246, 240, 251, 253, 293.
Gadus morrhua, 213.
Galaxias, 232.
Gambusia affinis, 290.
Gardonus rutilus, 290.
Gasterosteus, 189, 248, 307.
Gasterosteus aculeatus, 188, 194, 200, 206, 207, 211, 224, 225, 226, 227, 232, 233, 245, 247, 253, 291, 293, 300, 307, 308.
Giganturiformes, 282.
Glyptophidium, 301.
Gobiesociformes, 298.
Gonorhynchus greyi, 222.
Gymnarchus, 216, 260, 307.
Gymnarchus niloticus, 192, 206, 211, 215, 216, 271.
Gyrinocheilus, 286.
Haplochromis, 309.
Hepsetus, 172, 192, 205, 276, 278.
Hepsetus odoe, 187, 188, 189, 194, 195, 196, 190, 205, 206, 211, 212, 214, 219, 220, 222, 223, 225, 226, 227, 228, 230, 233.
Heterobranchus, 274.
Heterotis, 213, 297, 307.
Heterotis niloticus, 188, 189, 205, 206, 213, 214, 219, 221, 222, 227, 229, 230, 239, 245, 247, 248, 250, 251, 252, 253, 254, 266, 267, 292, 293, 294, 205, 297, 300, 308, — *5, 7, 17, 18, 24, 31, 37.*
Hippocampus, 199.

Source : MNHN, Paris

Hippocampus zosterae, 309.
Holocentridae, 204, 249.
Homalopteridae, 253, 266, 268.
Hoplias malabaricus, 283.
Hoplosternum thoracatum, 252, 305, — *53*.
Hydrocyon, 276, 278, 309, — *41*.
Hyodontidae, 204.
Hyperopisus occidentalis, 226.
Icelidae, 251, 306.
Ictalurus albidus, 233.
Labridae, 234, 297, 304, - *52*.
Labrus, 257, — *52*.
Lates, 309.
Lates niloticus, *30*.
Lepisosteus, 188, 189, 194, 208, 222.
Leptolepis, 268.
Leuciscus, 179, 248, 257, 267, 271, 274, 275.
Leuciscus rutilus, 188, 205, 206, 208, 211, 227, 232, — *6*.
Lophius, 307.
Lophiidae, 281, 307.
Lophiiformes, 245, 249, 250, 252.
Lophius piscatorius, 281.
Luciocephalidae, 222.
Lucioperca, 301.
Luvaroidei, 250.
Malacosteidae, 288.
Mastacembelidae, 245.
Mastacembelus armatus, 188, 189, 194, 196, 200, 205, 206, 207, 211, 220, 221, 223, 225, 227, 233.
Megalops, 305.
Megalops cyprinoides, 293.
Melanostomiatidae, 288.
Mene, 240.
Merluccius merluccius, 277.
Microstomidae, 252.
Monognathidae, 267.
Monognathus, 244, 245, 255, 283, 297, 298, 306, 308.
Moridae, 254.
Moringua, 307.
Mormyridae, 166, 250, 307, 310.
Mormyroidei, 191, 192, 196, 200, 203, 213, 215, 245, 255, 294, 297, 308.
Mormyrus, 199, 312, — *10*.
Mormyrus rume, 192, 195, 197, 202, 203, 206, 209, 211, 215, 230, — *6*, *12*, *13*.
Muraena, 172.
Nannocharax, 275.
Nannocharax ansorgii, *23*.
Nannocharax fasciatus, 209, — *40*.
Neenchelvidae, 297.
Nemachilus, 249, 257, 265, 271, 274, 275.
Nemachilus barbatula, 262, 265, 266, 279.
Nemichthyidae, 297.
Nemichthyoidei, 255.
Notopteridae, 204, 250, 297, 307.
Notopterus, 257.
Notropis bifrenatus, 237.
Omosudis lowei, 245.
Oncorhynchus gorbuscha, 207.
Ophicephalidae, 297, 307.
Ophicephalus, 243.

Source : MNHN, Paris

Ophiocephalus gachua, 206, 223, 232, 233.
Opisthoproctidae, 252, 282, 297.
Opisthoproctoidei, 239.
Osmerus eperlanus, 239, 304, *26*.
Osteoglossidae, 252, 297, 307.
Osteoglossum, 243, 297.
Osteolepiforme, 170.
Pachycormidae, 251.
Palaeoniscidae, 230.
Pantodontidae, 252, 307.
Paradistichodus, 210.
Paradistichodus dimidiatus, 209, — *14*, *40*.
Paratilapia polleni, *52*.
Pegasoidei, 252.
Perca, 188, 257.
Percidae, 297.
Perciformes, 243, 282.
Pholidophoridae, 255.
Phoxinus, 257, 271, 274, 275.
Phoxinus laevis, 256.
Phoxinus phoxinus, 262, 263, 264, 283, — *35*.
Phractolaemus ansorgii, 227, 250, 251, 254, 272, 294, 297, — *33*.
Pleuronectes, 244.
Pleuronectes platessa, 207, 232.
Pleuronectidae, 208.
Pleuronectiformes, 240, 244, 250, 270, 295.
Pleuronectoidei, 244, 270, 271, 281, 314.
Plotosus anguillaris, 258.
Poeciliidae, 234.
Pomolobus, 237.
Porichthys, 304.
Prionotus, 240.
Psettodes belcheri, 245, 271.
Psettodes erumei, 245, — *32*.
Psettodoidei, 244, 271, 281, 314.
Pseudoscarus, 278.
Pteronisculus, 225, 235, 298.
Pteronisculus magnus, 235.
Rhombosolea, 244.
Saccopharyngidae, 288.
Saccopharyngiformes, 229, 241, 244, 245, 255, 267, 273, 283, 293, 297, 298.
Saccopharynx, 306, 308.
Salmo, 172, 175, 196, 197, 209, 210, 211, 214, 220, 225, 227, 232, 233, 240, 242, 243, 244, 247, 248, 249, 250, 252, 253, 260, 262, 263, 265, 266, 267, 268, 269, 271, 273, 274, 275, 281, 283, 291, 293, 294, 296, 298, 300, 303, 305, 306, 308, 312, — *10*, *15*.
Salmo fario, 188, 189, 196, 200, 204, 205, 206, 211, 219, 224, 225, 227, 230, 256, — *5*, *9*, *11*, *16*, *18*.
Salmo irideus, 180, 238, 256, 290, 300, 307, *35*, *53*.
Salmo salar, 188, 189, 190, 206, 215, 225, 227, 228, 238, 243, 246, 247, 249, 251, 252, 303, 304, — *20*.
Salmo trutta, 188, 238, 260, 262, 303, — *35*.
Salmo trutta caspius, 239.
Salmonidae, 206, 207, 234, 239, 251, 273, 274, 296, 306.
Salmonoidei, 239.
Samaris, 244.
Sardinops, 237.
Sawellia, 286.
Scaridae, 278, 304, — *52*.

Source : MNHN, Paris

Scarus, 278, 52.
Scomber, 232, 239.
Scomber scomber, 258, 293.
Scophthalmus, 244.
Scyllium, 174.
Sebastes marinus, 206, 207, 230, 232.
Siluroidei, 191, 192, 213, 215, 233, 234, 246, 247, 249, 252, 255, 260, 267, 269, 271, 273, 274, 281, 293, 297, 305.
Sinamia, 272.
Solea, 244.
Solea variegata, 189, 195, 207, 229, 232.
Soleidae, 208.
Soleoidei, 270, 314.
Sphyraena, 281.
Spirinchus, 239.
Spratella, 250.
Stenodus, 238, 274, 284.
Stomatiodei, 282.
Stylephoridae, 290.
Stylephorus, 281.
Stylephorus chordatus, *43*.
Synbranchidae, 307.
Synbranchus, 243.
Syngnathidae, 232.
Syngnathiformes, 253, 297.
Syngnathus, 204.
Syngnathus fuscus, 195, 205, 215, 223, 227, 232, 253, 293, 298, 300, 308.
Synodidae, 306.
Tetraodontiformes, 249, 278.
Thaleichthys, 239.
Thymnis, 248.
Tilapia, 255, 309.
Tilapia nilotica, 303, — *50*, *52*.
Tinca, 257, 267, 274, 275.
Tracturus, 257.
Trachynotus, 303.
Umbra, 284.
Xenocharax, 301.
Xenocharax spilurus, 269, 278, 307, — *38*, *53*.

Source : MNHN, Paris

TABLE

Généralités 163

I. — Origine et mise en place des tissus squelettogènes chez l'embryon. Mésomésenchyme et ectomésenchyme. 164
II. — Métamérisation de la région céphalique 171
III. — Chondrification et ossification 178

Le crâne embryonnaire cartilagineux et membraneux. 186

I. — Neurocrane 186
A. Base du neurocrâne. 186
B. Région ethmoïdienne 194
C. Région otique 199
D. Région orbito-temporale. 204
E. Région occipitale. 215
F. Remarques conclusives 216

II. — Splanchnocrane. 218
A. Arcs branchiaux 218
B. Arcs prémandibulaire et mandibulaire. 223
C. Arc hyoïde. 226
D. Remarques conclusives 231

III. — Cartilages de liaison et de soutien 232

Le crâne adulte ossifié 234

I. — Neurocrane 235
A. Région ethmoïdienne 237
B. Région orbito-temporale. 242
C. Région otique 246
D. Région occipitale. 252

II. — Dermocrane 255
A. Neuromastes et canaux sensoriels. 256
B. Composants membrano et neurodermiques. . . . 260
C. Série supraorbitaire ou naso-frontale. 265
D. Série infraorbitaire 268
E. Série préoperculo-mandibulaire. 273
F. Os de membrane purs. 278

III. — Splanchnocrane. 281
A. Mouvements du splanchnocrâne. 284
B. Arcs branchiaux 290
C. Arc hyoïde. 293
D. Série operculaire 296
E. Arc mandibulaire. 298
F. Os dermiques de la cavité buccale et du pharynx . 300

Conclusions sur l'évolution des Téléostéens 309

Bibliographie 315
Index des auteurs cités 322
Index des matières. 324
Index systématique 335

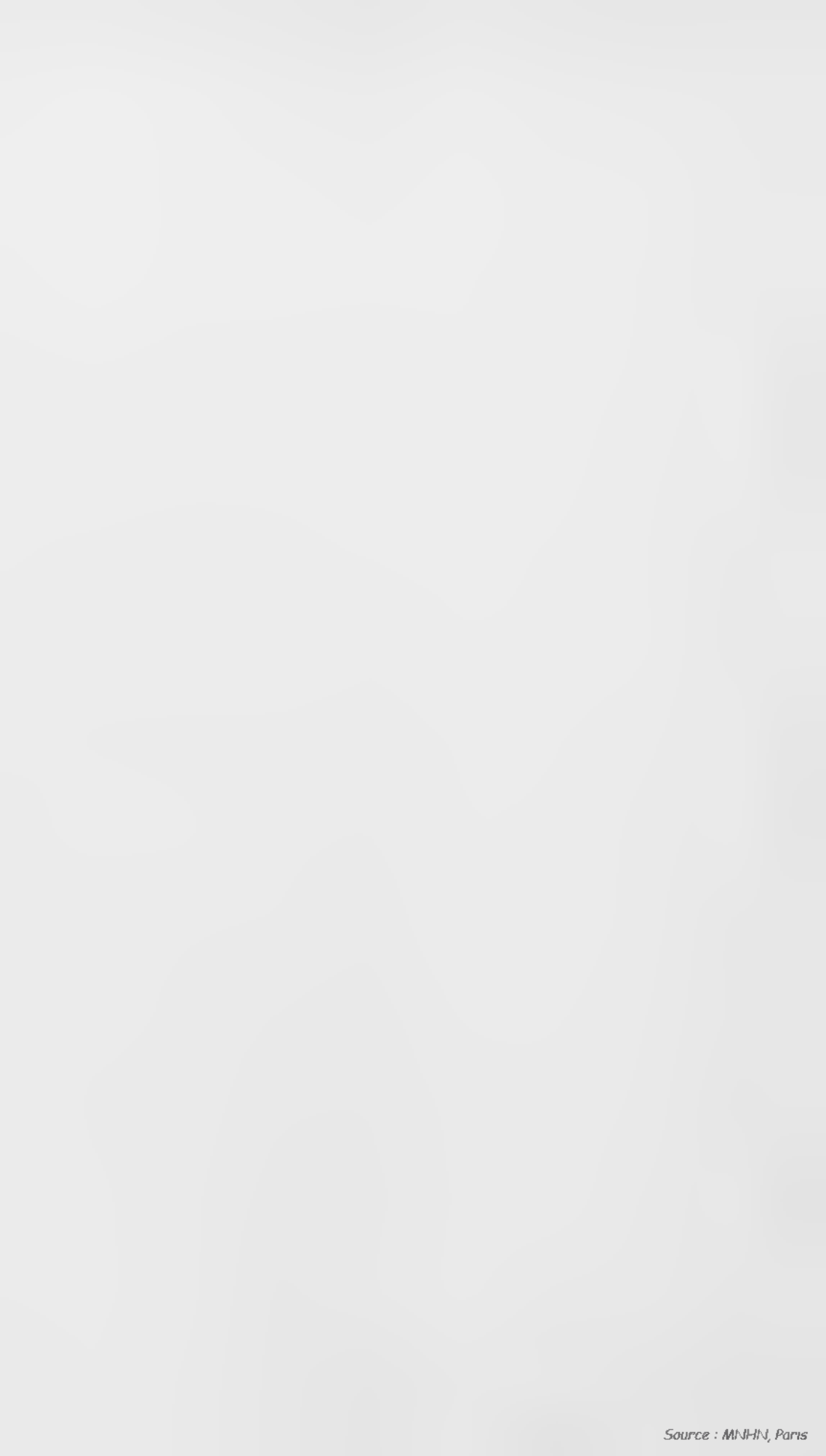
Printed in France. Achevé d'imprimer le 12 Mars 1965.

Pierre André, Imp., 244 boulevard Raspail, Paris 11e.
Dépôt légal : 1er trimestre 1965.

BIBL. DU MUSEUM

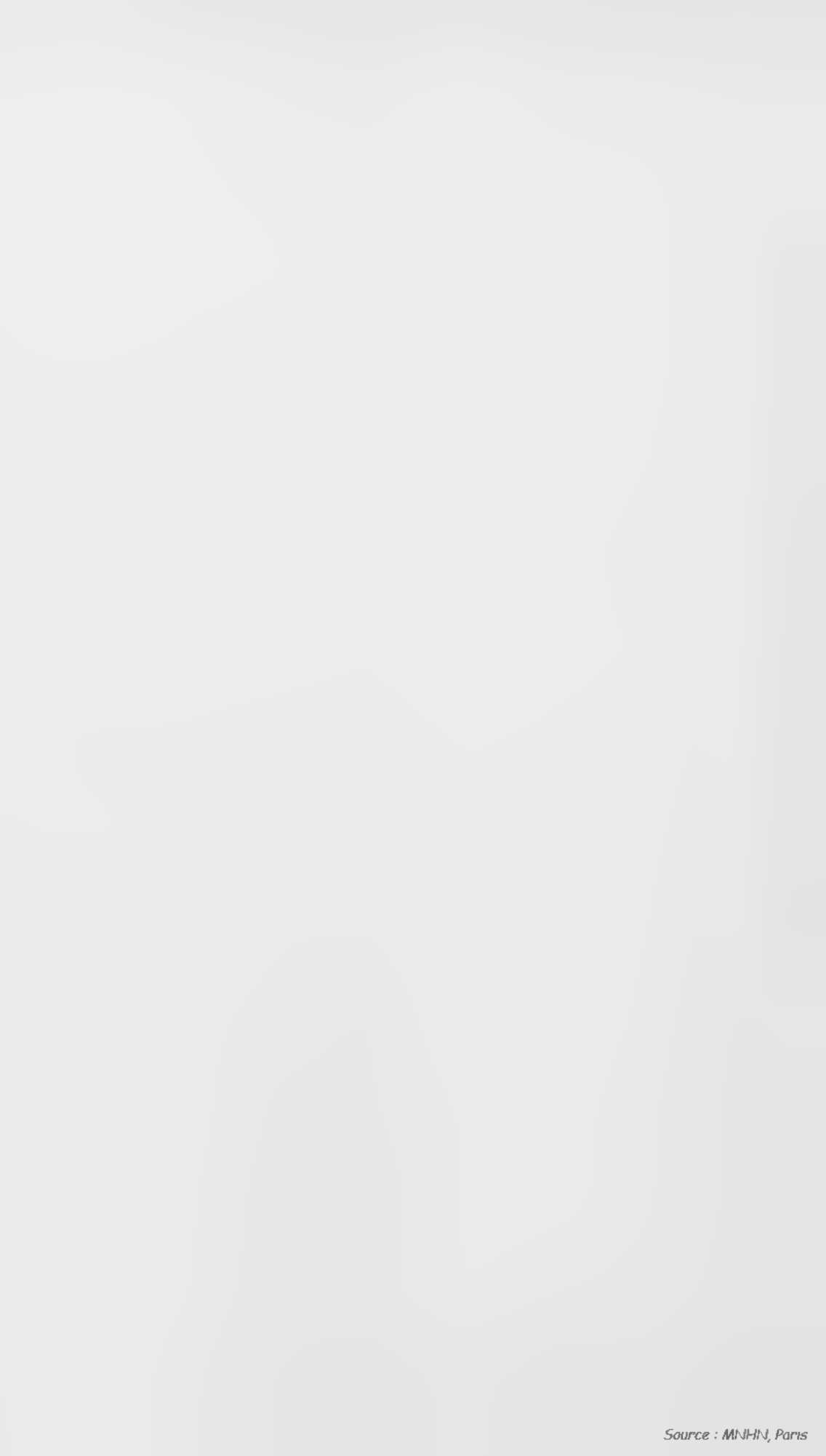
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



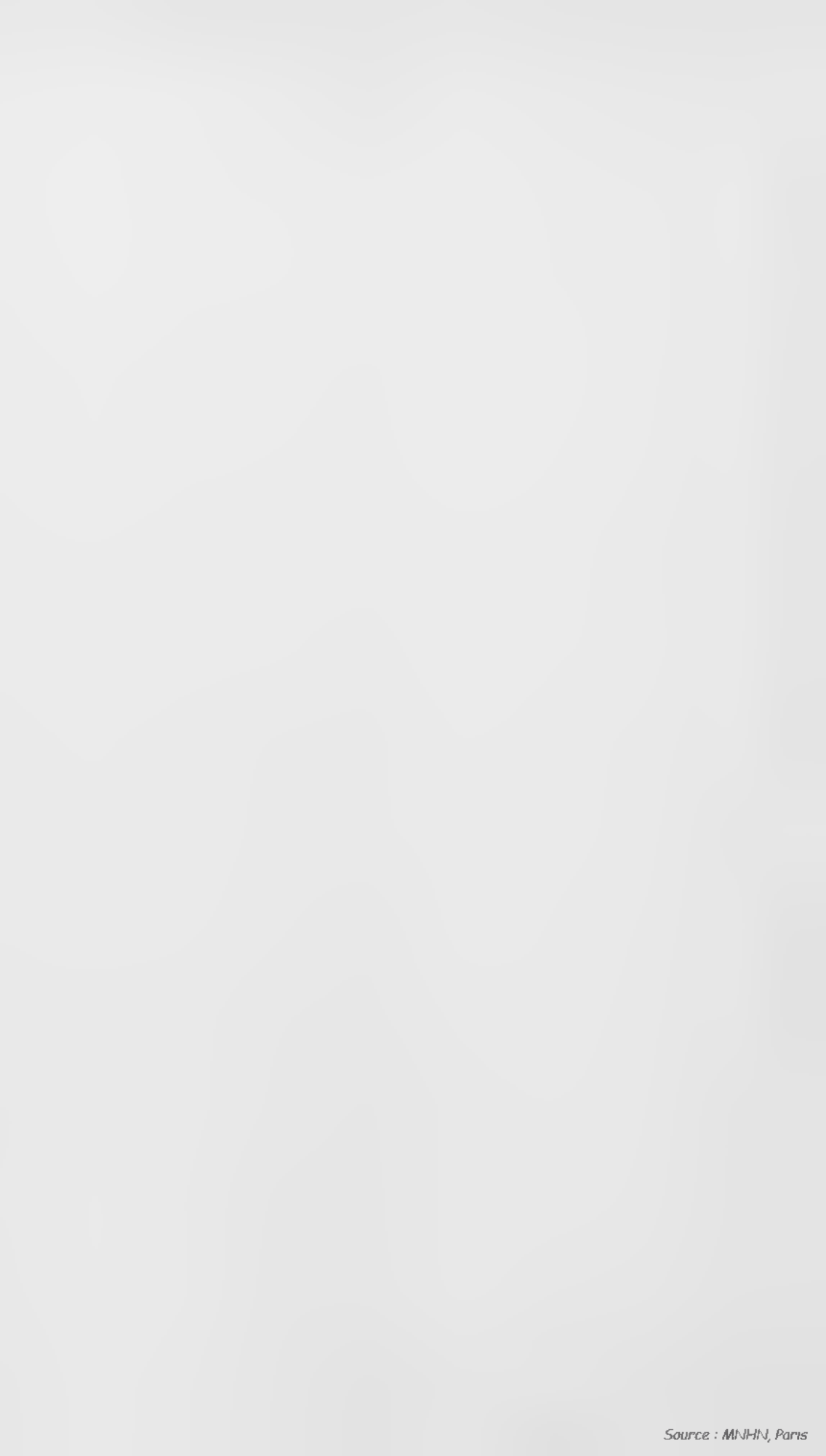
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris